Entwicklungsgeschichte

der

viviparen Aphiden.

Der hohen philosophischen Falkultät

der

Universität Rostock

als Habilitationschrift

vorgelegt

von

Dr. Ludwig Will,

Assistenten am Zoologischen Institut Rostock.

Hierzu fünf Tafeln.

Jena,
Gustav Fischer.
1888.

Inhalt.

Seite

Literaturverzeichniss 1

Vorbemerkung 4

I. **Kurze Uebersicht über die Entstehung des Blastoderms** . 5

II. **Die Entstehung der Keimblätter und der Embryonalhüllen** 7

1. Die Gastrula 7
2. Anlage von Scheitelplatte und Serosa, Auftreten der bilateralen Symmetrie 12
3. Anlage von Bauchplatte und Amnion, Auftreten der Genitalanlage und des Mesoderms 14
4. Die Bildung des secundären Dotters 17
5. Das Auswachsen des Keimstreifens und der Embryonalhüllen 28

III. **Vergleichende Betrachtungen** 33

1. Ueber die Gastrula der Insecten 33
2. Ueber den Ursprung der Embryonalhüllen bei den Insecten . 39

IV. **Die Entstehung der Organe** 48

1. Das Entoderm und seine Gebilde 48
2. Das Mesoderm 65
3. Die Bildungen des Ectoderms 75

V. **Die Bedeutung des präoralen Abschnitts** 79

VI. **Tafelerklärung** 81

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553607_0149

Literaturverzeichniss.

1. Ayers, Howard, On the development of Oecanthus niveus and its Parasite, Teleas. in: Mem. Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. 3, No. VIII, Boston, Jan. 1884.
2. Balbiani, Mémoire sur la génération des Aphides, in: Ann. Sciences Natur. Zool. (Sér. 5), T. 11, 1869, T. 14, 1870, T. 15, 1872.
3. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von Vetter. Bd. 1, 1880.
4. Blochmann, Ueber Richtungskörperchen bei Insecteneiern, in: Morphol. Jahrbuch Bd. 12.
5. Bobretzky, N., Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 31, 1878.
6. Brandt, Al., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren mit besonderer Berücksichtigung der Embryonalhülle derselben, in: Mém. Acad. Pétersbourg (Sér. 7) T. 13, 1869.
7. — —, Ueber das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig 1878.
8. Brass, A., Zur Kenntniss der Eibildung und der ersten Entwicklungsstadien bei den viviparen Aphiden. Halle a./S. 1883.
9. Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene, in: Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 20, 1870.
10. Dohrn, Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26, 1876.
11. Ganin, M., Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 15, 1865.
12. — —, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Insecten. Ebenda, Bd. 19, 1869.
13. — —, Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren und Lepidopterenembryonen, in: Mém. Ac. Petersbourg. (Sér. 7), T. 14, 1870.

14. Graber, V., Vergleichende Embryologie der Insecten. Vorl. Mitth., in: Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 15, 1878.
15. — —, Die Insecten. II. Theil, 2. Hälfte. Vergl. Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insecten. Naturkräfte. Bd. 22, München, Oldenbourg 1879.
16. Grassi, B., Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo, in: Atti Soc. Ital. Scienz. Nat. Vol. 24, Milano 1883.
17. — —, Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo, in: Atti Acad. Gioen. Scienz. Nat. Catania. (Sér. 3), Vol. 18. (Stand mir nicht zur Verfügung).
18. Grimm, O. v., Zur Embryologie von Phthirius pubis, in: Bull. Acad. Pétersbourg 1869.
19. — —, Die ungeschlechtliche Vermehrung einer Chironomusart und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei, in: Mém. Acad. Pétersb. (Sér. 7), T. 15, 1870.
20. — —, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden. Ebenda, T. 17, 1872.
21. Hatschek, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11, 1877.
22. Heider, K., Ueber die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus L. in: Abhandl. k. Preuss. Acad. Wissensch. Berlin 1885. Berlin 1886.
23. Hertwig, O. und R., Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblatts, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15, 1881. — Separat. Jena 1881.
24. Huxley, Th. H., On the agamic reproduction and morphology of Aphis, in: Transact. Linn. Soc. London, vol. 12, II. 1857.
25. Kennel, J. v., Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwarsii Blanch. und Peripatus torquatus n. sp. I und II, in: Arb. Zool. Zoot. Instit. Würzburg, Bd. 7 u. 8, 1884 u. 1886.
26. Korotneff, A., Die Embryologie der Gryllotalpa, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1884.
27. Kowalevsky, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, in: Mém. Acad. Pétersbourg. (Sér. 7). T. 16, 1871.
28. — —, Zur embryonalen Entwicklung der Musciden, in: Biol. Centralbl. Bd. 6, 1886—87.
29. Kupffer, C., Ueber das Faltenblatt an den Embryonen der Gattung Chironomus, in: Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 2, 1866.
30. Lubbock, J., On the ova and pseudova of insects, in: Philos. Transact. Roy. Soc. vol. 149, 1859.
31. Leydig, F., Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse.
32. Leuckart, R., Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten, Frankfurt 1858 (auch in: Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre. Bd. 4, 1858).
33. — —, Ueber die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Halle 1858 (auch in: Abhandl. Naturf. Gesellsch. Halle, Bd. 4, 1858).

34. Leuckart, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyialarven, in: Arch. f. Naturg. 1865.
35. Mayer, P., Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10, 1876.
36. Melnikow, N., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insecten, in: Arch. f. Naturg. Jahrg. 35, 1869.
37. Metschnikoff, E., Embryologische Studien an Insecten, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 16, 1866.
38. — —, Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha). Ebenda, Bd. 24, 1874.
39. — —, Embryologisches über Geophilus. Ebenda, Bd. 24, 1874.
40. — —, Embryologie des Scorpions. Ebenda, Bd. 21, 1870.
41. Packard, A. S., Embryological studies on Diplax, Perithemis and the Thysanourous genus Isostoma in: Mem. Peabody Acad. Science vol. 1, II, 1871.
42. — —, Embryological studies on hexapodous insects. Ebenda, vol 1, III, 1872.
43. — —, The embryological development of the locust, in: Third Report of the United States Entomological Commission, 1883.
44. Patten, W., The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of Blatta germanica, in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24, 1884.
45. Tichomiroff, Die Entwicklung des Seidenspinners (Bombyx mori) im Ei, in: Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau. Bd. I, Heft 4. (Russisch).
46. Weismann, A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei, in: Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 13, 1863.
47. — —, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei, in: Beiträge zur Anatomie und Embryologie, J. Henle von seinen Schülern als Festgabe dargebracht. 1882.
48. Will, L., Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden, in: Arb. Zool.-Zoot. Instit. Würzburg, Bd. 6.
49. Witlaczil, E., Zur Anatomie der Aphiden, in: Arb. Zool. Instit. Wien. Bd. 4, 1882.
50. — —, Entwicklungsgesch. d. Aphiden, in: Ztschr. f. w. Zool. Bd. 40, 1884.
51. Zacharias, O., Neue Untersuchungen über die Entwicklung der viviparen Aphiden, in: Zool. Anz. 1884.

Nachtrag.

52. Balbiani, E. G., Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les insectes. Recueil Zool. Suisse, Bd. 2, 1885.
53. Cholodkovsky, N., Ueber die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. (Vorläuf. Mitth.), in: Zool. Anz. 1888, No. 275.
54. Voeltzkow, A., Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung im Ei von Musca vomitoria, in: Zool. Anz. 1888, No. 278.
55. Will, L., Ueber die Embryonal-Entwicklung der viviparen Aphiden. Sitz.-Ber. naturf. Ges. Rostock vom 24. Mai 1887, in: Arch. Ver. Freund. Naturgesch. Mecklenb. 1887, 41 Jahr. 1888.
56. — —, Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: Biol. Centralbl. Bd. 8, No. 5, 1888.

Vorbemerkung.

Ich hätte es nach einer so ausgedehnten Arbeit, wie derjenigen Witlaczil's (50) über die Entwicklung von *Aphis*, wohl kaum unternommen, denselben Gegenstand nochmals einer Untersuchung zu unterziehen, wenn nicht bereits im Juli 1883 die nachfolgende Arbeit mit Text und Tafeln, wenn auch in ganz anderer Form, vor mir gelegen hätte. Die Herausgabe der Arbeit unterblieb damals, weil ich hoffte, im Laufe der Zeit noch einige Lücken ausfüllen zu können, was mir jedoch nicht so vollständig, wie ich gewünscht hätte, gelungen ist. Wie dann ein Jahr später die Arbeit Witlaczil's erschien, konnte ich sofort ersehen, dass dieselbe gerade in den wichtigsten Punkten verfehlt war. Witlaczil's Fehler war, dass er die Hülfsmittel unbenutzt liess, welche ihm die moderne Technik an die Hand gab; er verliess sich vollständig auf die Durchsichtigkeit des Objectes und unterliess es, gleichzeitig auch an Schnitten zu studiren. — Doch erst jetzt, nach vier Jahren, komme ich zur Veröffentlichung meiner Untersuchungen, nachdem sowohl Text wie Tafeln einer gänzlichen Umarbeitung unterzogen sind. Bezüglich des Inhalts der Arbeit muss ich bemerken, dass ich auf die Entstehung der allgemeinen Körperform nur theilweise, auf die Umrollung des Embryos und auf die Entstehung der Mundwerkzeuge aber gar nicht eingehe, weil diese Punkte bereits bei Witlaczil ihre völlige Erledigung gefunden haben.

Ueber die angewandte Untersuchungsmethode habe ich nur noch zu bemerken, dass ich zur Tödtung heisses Wasser, das nahe vor dem Kochen war, als das beste Mittel erprobte. Da die Wirkung bei der Kleinheit des Objects eine fast momentane ist, werden selbst die feinsten Zellstructuren sehr schön erhalten. Zur Färbung wurde Pikrokarmin, Boraxkarmin und Hämatoxylin benutzt.

Als Untersuchungsobject diente mir in erster Linie *Aphis pelargonii* Kalt.; ferner wurden berücksichtigt *Aphis saliceti* Kalt. und *Aphis rosae* L.

I. Kurze Uebersicht über die Entstehung des Blastoderms.

Die ersten Stadien der Blattlausentwicklung bis zur Bildung des Blastoderms habe ich bereits vor vier Jahren beschrieben (48), sodass ich einfach auf jene Arbeit verweisen kann.

Während bei den oviparen Aphiden das Ei wie bei allen übrigen Insecten zu einer völligen Reife gelangt, bevor es seinen Entwicklungslauf beginnt, kommen bei den viviparen Aphiden die Verhältnisse dadurch ganz anders zu liegen, dass bei ihnen die Embryonalentwicklung im Interesse möglichst beschleunigter Nachkommenerzeugung bereits früher anhebt. Dieser eine modificirte Factor erklärt alle Eigenthümlichkeiten, welche die Entwicklung der viviparen Blattläuse von der der oviparen Generation unterscheidet. Das Ei der lebendig gebärenden Blattlaus wird bereits von dem Eintritt der Embryonalentwicklung überrascht, wenn es eben angelegt ist, wenn sich eben die ersten Reifungserscheinungen in dem Auftreten kleiner Deutoplasmatröpfchen bemerkbar gemacht haben. Gegenüber den Angaben Bütschli's bestritt ich in der citirten Abhandlung ebenso wie Brass (8) und Witlaczil (50) das Austreten von Richtungskörperchen und liess den Eikern in toto in den ersten Furchungskern übergehen. Neuerdings jedoch behauptet Blochmann (4) in sehr positiver Weise das Vorhandensein von Richtungskörperchen auch bei den viviparen Aphiden, sodass ich auf Grund seiner Zeichnungen die Möglichkeit eines Irrthums auf meiner Seite gerne zugebe.

Während sich der erste Furchungskern zur Theilung anschickt, nehmen die hellen Deutoplasmatröpfchen im Innern des Eiplasmas an Zahl zu, ordnen sich aber in bestimmter Weise zur Eioberfläche sowie zum Furchungskern an. Immer lassen sie das oberflächliche Protoplasma vollständig frei, sodass die Peripherie des Eies stets von einer Schicht homogenen Protoplasmas eingenommen wird, die man mit Weismann als Rindenschicht bezeichnen kann. Nun kann entweder

der Furchungskern peripherisch oder im Centrum des Eies liegen. Im ersteren Falle ist er einer Verdickung der Plasmarinde eingelagert, und es wird dann das ganze Eiinnere von den hellen Dottertröpfchen eingenommen, die in einem zarten Protoplasmanetz suspendirt liegen, das unmittelbar mit dem Plasma der Rindenschicht zusammenhängt (Fig. 13 meiner unter 48 citirten Arbeit). Liegt aber der Furchungskern im Centrum des Eies, so lassen die Deutoplasmatröpfchen ausser der peripheren Plasmarinde auch eine den Kern umgebende Plasmamasse frei (Fig. 10 der früheren Arbeit), welche von grösserer oder geringerer Ausdehnung sein kann.

Der Furchungskern theilt sich und ebenso der umgebende Plasmahof. Aus den beiden neuen Kernen werden durch abermalige Theilung 4, 8 u. s. w. Eikernderivate, die, alle von Protoplasma umgeben, an die Peripherie rücken und sich der Plasmarinde einlagern. Auf diese Weise wird die Oberfläche des Eies mit einem Blastoderm umgeben, das vorläufig noch ein Syncytium darstellt, d. h. aus jener Plasmarinde mit den eingelagerten Eikernderivaten besteht. Erst später, während der Gastrulation, gliedert sich dieses Blastoderm in einzelne Zellen, deren Plasmaleib aber noch längere Zeit mit dem die Dottertröpfchen umspinnenden Plasmanetz zusammenhängt.

Sonderbarer Weise macht Witlaczil bei Besprechung meiner Angaben über die Blastodermbildung p. 575 (50) die Bemerkung, dass er bei frischen Eiern nie eine hervortretende Protoplasmaschicht um die Kerne beobachtet habe, wie ich sie zeichne. Ich habe sie jedoch stets sowohl auf Schnitten wie an frischen Eiern sehr klar hervortreten sehen. Da überdies das Vorhandensein eines Protoplasmahofes in der Umgebung der jungen Embryonalkerne eine weit verbreitete Erscheinung ist und bei den Insecten allgemein vorkommt, so hat dieser Widerspruch Witlaczil's wenig zu bedeuten und ist wohl nur seiner einseitigen Untersuchungsmethode zuzuschreiben, indem er es versäumte, seine am frischen Object angestellten Beobachtungen an Schnittpräparaten zu controliren. Uebrigens geräth der genannte Autor p. 567 seiner Abhandlung mit sich selbst in Widerspruch, indem er hier, wie noch an andern Stellen angiebt, dass das Keimbläschen von einer geringen Protoplasmamenge umgeben ist. Damit scheint mir dieser Widerspruch von selbst hinfällig zu werden.

In einem Punkte habe ich meinen Beobachtungen über die Blastodermbildung eine Ergänzung hinzuzufügen. Sie betrifft die Kerntheilungsvorgänge während des Furchungsprocesses. Ich beschrieb und erläuterte durch Abbildungen, dass bei den Kerntheilungsvorgängen

sich sehr regelmässig eine Stäbchenfigur bilde, die den Moment kurz vor der Theilung andeute. Schon damals musste es mir nahe liegen, diese eigenthümliche Figur, die noch neuerdings von Ayers (1) in den jungen Geschlechtsanlagen von *Oecanthus niveus* ohne die richtige Deutung beschrieben wurde, für den Durchschnitt der Kernplatte einer Spindelfigur zu halten. Allein der Umstand, dass ich nie zwei Kernplatten neben einander als den Ausdruck des auf die Spindel nothwendig folgenden Tonnenstadiums fand, liess mich von einer solchen Deutung absehen und nöthigte mich, die Stäbchen für eine besondere Bildung zu halten. Ich bin jedoch zu anderer Ueberzeugung gekommen, da meine bereits vor vier Jahren angefertigten Präparate sich im Lauf der Zeit so aufgehellt haben, dass ich diese feineren Strukturverhältnisse mit bedeutend grösserer Deutlichkeit wahrnehmen konnte. Es gelang mir nicht nur, in den verschiedensten Entwicklungsstadien Kerne mit zwei parallelen Kernplatten nachzuweisen, sondern ich konnte sogar in manchen Fällen jene die Kernplatten verbindenden Faserzüge erkennen (Fig. 1, 2), welche die Kernfigur mit Sicherheit als die bekannte Tonnenform characterisiren. Es ist daher unzweifelhaft, dass das einfache Stäbchen die Kernplatte einer Spindelfigur darstellt, deren nach beiden Seiten convergirende Kernfasern ich allerdings nicht wahrnehmen konnte. Da ich die Kernplatte der Spindel bereits am Furchungskern beobachtet habe (Fig. 13 meiner vorigen Arbeit) und sie ebenso wie die Tonnenform während der ganzen Embryonalentwicklung an sich theilenden Zellen constatiren konnte (Fig. 4, 16, 22) so folgt daraus, dass sich in der Entwicklung von Aphis sämmtliche Kerntheilungen auf dem Wege der Karyokinese vollziehen.

II. Die Entstehung der Keimblätter und der Embryonalhüllen.

1. Die Gastrula.

Während des Verlaufs der Blastodermbildung hat das Anfangs nahezu kuglige Ei allmählich eine länglich gestreckte (Fig. 3, 6, 7, 8), oft birnförmige (Fig. 4, 5) Gestalt angenommen, die während der weiteren Entwicklung mehr oder weniger erhalten bleibt.

Wie ich bereits am Schlusse meiner oben citirten Abhandlung bemerkte, überzieht das Blastoderm nicht die ganze Oberfläche des Eies. Vielmehr verjüngt es sich, während es das ganze übrige Ei in ziem-

lich gleichmässiger Schicht überzieht, nach dem untern Eipol zu bald ganz allmählich (Fig. 3), bald ziemlich plötzlich (Fig. 5), um diese untere Partie des Eies ganz frei zu lassen. Am untern Eipol tritt demnach der in dem zarten Plasmanetz suspendirte Dotter direkt an die Oberfläche.

Diese untere Oeffnung des Blastoderms, die in einigen Fällen schon an ganz jungen Stadien (Fig. 1 und 2) durch eine sehr geringe Dicke der Plasmarinde angedeutet wird, wurde bereits von METSCHNIKOFF (37) beschrieben und abgebildet, obwohl er ihr eine besondere Bedeutung nicht beizulegen wusste. Ebenso beschrieb derselbe die Verjüngung des Blastoderms nach dem untern Eipol zu, glaubt aber irrthümlicher Weise, dass die von diesem Theil des Blastoderms umgebene Partie des Eies für die fernere Entwicklung verloren gehe. Schon in meiner vorigen Arbeit wies ich an der Hand meiner Fig. 21, 22 auf diese Verhältnisse hin und machte gleichzeitig auf ihre grosse Bedeutung aufmerksam. Nichtsdestoweniger hat WITLACZIL dieselben völlig übersehen; derselbe lässt im Gegensatz zu METSCHNIKOFF und mir das Ei allseitig vom Blastoderm umschlossen werden.

Die Sonderung des Blastoderms in einzelne distincte Zellen erfolgt zu verschiedener Zeit, meist während oder kurz nach der Gastrulation. In Fig. 4, wo die letztere relativ früh eingetreten ist, befindet sich das Blastoderm noch in einem ziemlich primitiven Zustand. Dasselbe besitzt erst wenige Kerne, die sämmtlich im Begriff sind, sich zu theilen, von Zellgrenzen ist noch keine Spur vorhanden. In Fig. 5 dagegen, in welcher gleichfalls die Bildung des Entoderms eben ihren Anfang genommen hat, ist das Blastoderm schon zu viel höherer Entwicklung gediehen; dasselbe enthält bereits eine viel grössere Anzahl von Kernen, und es sind ausserdem zwischen diesen schon Zellgrenzen aufgetreten, von denen nur der verjüngte Blastodermtheil frei bleibt. Man kann jetzt also bereits von Cylinderzellen reden, die nur nach dem von ihnen umschlossenen Dotter zu noch des Abschlusses entbehren, indem sie nach dieser Seite hin nach wie vor mittelst ihres Plasmaleibes mit dem protoplasmatischen Netzwerk des Eiinnern in directer Verbindung stehen. Erst später wird diese Abgrenzung der Blastodermelemente nach dem Dotter hin erreicht; so z. B. ist sie in Fig. 9 eingetreten, einem Stadium, in dem der Process der Entodermbildung bereits seinen vollständigen Abschluss erreicht hat. Wie grossen Schwankungen das Auftreten der Zellgrenzen der Zeit nach unterliegt, lehren am besten die Fig. 6, 7, besonders aber die Fig. 8, sämmtlich Stadien, in denen die Entodermbildung bedeutend mehr

vorgerückt ist als in Fig. 5, und die trotzdem von einem Zerfall des Blastoderms in einzelne Zellen noch keine Spur erkennen lassen.

Der Process der Entodermbildung selbst verläuft bei unseren Aphiden in einer Weise, die im Stande ist, das richtige Verständniss der Insectenentwicklung wesentlich zu erhöhen.

Die untere weite Oeffnung des Blastoderms stellt einen Blastoporus, ein ächtes Prostoma (*Blp* in Fig. 4—8) dar, dessen Ränder, die verjüngten nicht in einzelne Zellen zerfallenen Blastodermtheile, das Entoderm liefern. In der sehr instructiven Fig. 5 sehen wir in den erwähnten verjüngten Rändern des Blastoporus zahlreiche kernspindeln angehörende Kernplatten, die auf eine rege Kernvermehrung in diesem Blastodermtheil hinweisen. Ausserdem ist ein Kern sammt einer ihn umhüllenden zarten Protoplasmaschicht im Begriff, sich vom Blastoporusrande abzulösen, was bei einem andern benachbarten bereits geschehen ist, um dann nach erfolgter Ablösung in die oberen Partieen des Dotters aufzusteigen, woselbst wir schon auf dem betreffenden Schnitt vier andere gelegen sehen. In Fig. 4 ist die Gastrulation schon auf einem früheren Zeitpunkt eingetreten. Das Syncytium des Blastoporusrandes zeigt eine Reihe von protoplasmatischen Hervorragungen, in welche relativ grosse Kerne eingetreten sind, die genau den Kernen jener Entodermzellen gleichen, die bereits in den Dotter eingewandert sind.

In lebhafterem Schwunge finden wir die Entodermbildung in den Figuren 6, 7 u. 8, welche sämmtlich etwas ältere Stadien darstellen. Hier haben sich ziemlich gleichzeitig so zahlreiche Entodermzellen losgelöst, dass sie, namentlich in Fig 8, den Blastoporus zeitweilig fast verstopfen, welch letzterer erst wieder frei wird, nachdem die jungen Entodermelemente weiter in das Innere des Eies vorgedrungen sind. Ihren Abschluss hat die Bildung von Entodermzellen in der Fig. 9 erfahren, einer Figur, die noch andere erst später zu berücksichtigende Eigenthümlichkeiten aufweist. Hier hat sich auch schon der Blastoporusrand in distincte Zellen gegliedert, ein Zeichen, dass sich von ihm keine weiteren Zellen ablösen werden. Die entstandenen Zellen des Entoderms aber haben hier ausnahmsweise eine oberflächliche Lage im Dotter angenommen, so dass sie direct unter dem Blastoderm zu liegen kommen.

Ueber die histologische Natur des Entoderms kann kein Zweifel sein. Jede einzelne Entodermzelle besteht aus einem runden Kern nebst Kernkörperchen und einem ziemlich schmächtigen Protoplasma-

leib, der nur ausnahmsweise (Fig. 9, 14, 15 *En*) eine ansehnlichere Grösse erreicht. Wenn sie daher durch ihre Zusammensetzung aus Kern- und Protoplasmaleib eine zellige Natur documentiren, so bedarf es doch trotzdem noch einer Verständigung, bevor wir sie kurzweg als Zellen, als Entodermzellen bezeichnen. Wir müssen uns nämlich darüber im Klaren sein, dass sie nicht Zellen in dem Sinne sind wie die Cylinderzellen des Blastoderms, da sie nicht wie diese allseitig umgrenzt sind. Vielmehr stehen sie durch ihre Ausläufer mit einander in Verbindung und stellen so in ihrer Gesammtheit lediglich ein Syncytium dar, ein Syncytium jedoch, dessen Grundsubstanz nicht von einer gleichmässigen Masse, sondern von einem feinen protoplasmatischen Netzwerk gebildet wird, das mit seinen Maschen die Tröpfchen des hellen Dotters umschliesst. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, stellen unsere Entodermzellen nur knotige Verdickungen mit eingelagerten Kernen dar, welche sich an solchen Stellen finden, wo mehrere Fäden des Netzwerks zusammenlaufen. Indem ich diese wahre Beschaffenheit des Entoderms strenge im Auge behalten werde, begehe ich keinen Fehler, wenn ich, um bei der Beschreibung einen kurzen Ausdruck zu gewinnen, die einzelnen Entodermelemente kurzweg als Zellen bezeichne.

In dem eben besprochenen Entwicklungsstadium haben wir eine ächte Gastrula vor uns, ein Stadium, das man in so typischer Gestalt bisher vergeblich bei den Insecten gesucht hat und wohl am wenigsten bei den Blattläusen erwartet hätte. Wir werden sehen, dass die Auffassung der basalen Oeffnung als Blastoporus durchaus in keinem Widerspruch mit jener Ansicht steht, welche die Mesodermfurche der Insecten als Prostomialnaht aufzufassen gewohnt ist, sondern dass im Gegentheil beide Ansichten im besten Einklange mit einander stehen.

In Folge der Gastrulation ist eine Sonderung in zwei verschiedene Keimblätter eingetreten, von denen das oberflächlich gelegene Blastoderm das Ectoderm, die inneren vom Prostomarande entsprungenen Zellen das Entoderm darstellen.

Die Form der Aphiden-Gastrula steht ihrer ganzen Entstehung nach der embolischen Gastrula am nächsten. Sie unterscheidet sich von ihr nur dadurch, dass hier keine continuirliche Zellschicht als Archenteron eingestülpt wird, sondern der Invaginationsprocess die Gestalt der Einwanderung von einzelnen Entodermzellen vom Rande her annimmt.

Sehr häufig trifft man in Eiern mit noch unfertigem Blastoderm noch kurz vor der Gastrulation Zellen im Innern des Dotters, die sich im Ganzen nicht deutlich von den künftigen Entodermzellen unterscheiden lassen (Fig. 3), die jedoch mit diesen in keiner Beziehung stehen. Es sind dies einfach Blastodermelemente, die noch nicht an die Oberfläche des Eies gerückt sind, das Versäumte aber nach zahlreichen Bildern zu urtheilen, noch nachholen. So gewahrt man in Fig. 3, einem Stadium kurz vor der Gastrulation, im Innern des Dotters eine solche verspätete Blastodermzelle; rechts im Bilde aber bemerken wir zwei andere, die eben erst in das Blastoderm eingetreten sind, aber noch zum grössten Theil in den Dotter hineinragen um erst allmählich ganz vom Blastoderm aufgenommen zu werden.

Möglich bleibt es ja immerhin, dass einige Blastodermzellen wirklich im Dotter zurück bleiben und dann mit zur Bildung des Entoderms verwandt werden, obwohl ich es für unwahrscheinlich halte. An der Auffassung dieser Embryonalform als Gastrula könnte natürlich ein derartiges Vorkomniss in keiner Weise etwas ändern; es würde dadurch lediglich der Character als embolische Gastrula eine Trübung erfahren.

Wie schon erwähnt, ist Witlaczil (50) die Gastrula der Aphiden gänzlich unbekannt geblieben. Er hat sowohl den Blastoporus wie die Zellbildungen an den Rändern derselben übersehen und kommt in Folge dessen zu der Auffassung, dass bei den Aphiden die Bildung des Entoderms auf gleiche Weise wie nach Bobretzky (5) bei den Lepidopteren vor sich gehe, indem einzelne Blastodermzellen im Dotter zurückbleiben und direct zum Entoderm werden.

Brass (8) allein hat dieses Stadium als eine Gastrula erkannt und sie in seinen Figuren 16, 17 und 20 abgebildet. Wie dieser Autor aber bei der Untersuchung der früheren Furchungsstadien offenbar künstlich deformirte Eier vor sich gehabt hat, so war er auch bei der Beschreibung der Gastrulation vom Missgeschick verfolgt. Er hat nämlich Embryonen vor sich gehabt, wie meine Fig. 10, 11, 12 sie abbilden, Embryonen, bei denen die später zu beschreibende ganz regelmässig auftretende Verschmelzung des hintern Eipols mit dem Follikelepithel abnormer Weise nicht eingetreten ist und daher auch die Entwicklung einen von der gewöhnlichen abweichenden Verlauf genommen hat, trotzdem der Gastrulacharacter gewahrt geblieben ist. Wenn er über die Entstehung dieser Gastrula, die er als „Amphigastrula“ bezeichnet, vollkommen irrthümliche Ansichten hat, so ist

das eine logische Folge seiner bereits in meiner vorigen Arbeit zurückgewiesenen Angaben über den Furchungsprozess.

2. Anlage von Scheitelplatte und Serosa, Auftreten der bilateralen Symmetrie.

Die ersten Veränderungen, die man für gewöhnlich an der wachsenden Gastrula wahrnimmt, bestehen in einer Verdickung des Blastoderms am Scheitelpol, die uns sehr gut durch die Fig. 9 veranschaulicht wird. Wir können diese Ectodermverdickung mit Fug und Recht als Scheitelplatte bezeichnen, da sie der Scheitelplatte der Würmer vollkommen homolog ist, und hier wie dort aus ihr dieselben Bildungen hervorgehen, nämlich ausser einem Theil der Hypodermis des Kopfes vor allen Dingen das Hirn und die Augen.

Eine andere Veränderung besteht in dem allmählichen Hervortreten der bilateralen Symmetrie, welche sich bald nach Entstehung des Entoderms bemerkbar zu machen beginnt. Noch in der Fig. 9 hat der Embryo einen ausgesprochenen strahligen Bau. Der Scheitelpol seiner Hauptachse wird von der Scheitelplatte, der Gegenpol vom Prostoma eingenommen, und alle Ebenen, welche man durch die Hauptachse legt, zerlegen das Embryo in congruente Hälften. Der Uebergang zur bilateralen Symmetrie hat nun zweierlei Ursachen, erstens Lageverschiebungen innerhalb des äusseren Keimblattes und zweitens das Auftreten einer neuen Bildung, der Bauchplatte.

Sehr bald nach Anlage der Scheitelplatte bemerkt man ein ungleiches Wachsthum in den verschiedenen Theilen des Blastoderms, was zunächst eine Verschiebung der Scheitelplatte zur Folge hat. Diese, bisher genau am oberen Pol gelegen, verlässt denselben und rückt, anfangs nur ein wenig (Fig. 15, 16, 21, 22), auf die Seite und zwar in den Zeichnungen stets nach rechts. (Da meine Figuren alle in gleicher Weise orientirt sind, kann ich zur leichteren Verständigung die Ausdrücke rechts und links gebrauchen).

Bald aber wird diese Lageverschiebung noch auffallender (Fig. 17, 18) und gleichzeitig bemerken wir, dass die cerebrale Blastodermhälfte, d. h. diejenige, welche an ihrem oberen Ende die Scheitelplatte trägt und aus der später der präorale Abschnitt des Kopfes hervorgeht, beträchtlich an Dicke zunimmt. Das ist vor allem in demjenigen Theil der Fall, welcher der Scheitelplatte entspricht; hier werden die Zellen palissadenförmig unter gleichzeitiger entsprechender Verjüngung der anderen Hälfte des Blastoderms, welche

wir als die seröse bezeichnen können, da sie später zur äusseren Embryonalhülle, zur Serosa wird. So ist denn in Fig. 19 die cerebrale Blastodermhälfte zu einer ausserordentlich mächtigen Zellschicht geworden, welche am Scheitelpol ganz plötzlich, ohne jeden Uebergang in den zu einer dünnen Haut gewordenen serösen Theil des Blastoderms übergeht. Doch auch in dieser seitlichen Lage findet die Scheitelplatte noch nicht ihre Ruhe, sondern sie rückt unter auffallender gleichzeitiger Verkürzung und zunehmender Dicke nunmehr weiter nach unten (Fig. 24, 25, 26, 27), bis sie in Fig. 28, 29 ff. ihre definitive Lage am untern Eipol erreicht hat.

Selbstverständlich muss diese Lageverschiebung andre im Gefolge haben, von denen jedoch an dieser Stelle nur der Veränderungen im serösen Theil des Blastoderms gedacht werden soll. Dieser, welcher in Fig. 19 nur vom untern Eipol bis an den Scheitelpol reichte, wird durch das Abwärtsrücken der Scheitelplatte immer mehr zu einer dünnen Haut ausgezogen und nimmt einen immer grösseren Theil der Eioberfläche ein, wie man an den Figuren 24—27 verfolgen kann. (Auf die folgenden Figuren verweise ich hier deshalb noch nicht, weil in diesen weitere Complicationen eingetreten sind, die erst später besprochen werden können). Die verdünnte Blastodermhälfte verliert in Folge dieser Vorgänge ihren blastodermalen Character vollständig und geht damit für den Aufbau des Embryos gewissermaassen verloren. Ihre einzige Function kann darin gesehen werden, dass sie dem Embryo als schützende Hülle dient; wir betrachten sie in Folge dessen nunmehr als äussere Embryonalhülle und bezeichnen sie nach Analogie der entsprechenden Bildung bei den Vertebraten als Serosa.

In Folge dieser Lageverschiebungen hört der Embryo auf, durch beliebige durch die Scheitelachse gelegte Ebenen in congruente Hälften getheilt zu werden. Es giebt jetzt nur noch eine Ebene, die Medianebene, welche den Embryo nicht mehr in congruente, sodern nur noch in symmetrische Hälften zerlegt. Diese Medianebene ist genau festgelegt einerseits durch die Scheitelachse, andererseits durch die Mitte der Scheitelplatte.

Noch mehr wird die bilaterale Symmetrie ausgebildet durch eine auf der Innenseite der Scheitelplatte auftretende Längsfurche (Fig. 36), welche dieselbe in zwei mächtige Scheitellappen theilt, die bereits die Anlagen der beiden spätern Hirnhälften darstellen.

3. Anlage von Bauchplatte und Amnion, Auftreten der Genitalanlage und des Mesoderms.

Im Verfolg der Verschiebung der Scheitelplatte sind wir der übrigen Entwicklung bedeutend vorangeeilt und müssen daher wieder auf ein Stadium zurückgreifen, in dem die Entodermbildung eben ihren Abschluss erreicht hat. Die erste Veränderung, die uns nach der Ablösung der Entodermzellen am basalen Pol entgegentritt, besteht in einer hier stattfindenden Verschmelzung des Eies mit dem Follikelepithel (Fig. 9) einer Erscheinung, die mit der Bildung des dunklen Dotters in Beziehung steht und für die hier zu beschreibenden Vorgänge vorläufig nicht in Betracht kommt.

Alsbald nach der Anheftung des Eies beginnen die Zellen des Blastoporusrandes auf's Neue lebhaft zu wuchern; doch lösen sich jetzt die neugebildeten Zellen nicht mehr ab, sondern bilden eine ringförmige Verdickung der Lippen des Blastoporus (Fig. 14), welche die erste Anlage des Keimstreifens darstellt. Dieser Ringwulst bringt bereits einen Theil des Prostomas zum Verschluss, wie es das Schema Fig. 52 *a* und auch Fig. 14 zeigt, in der *Blp,* die ehemalige Ausdehnung des Blastoporus angiebt. Der vom Epithel her durch den Blastoporus eindringende Strom secundären Dotters hindert nun aber den vollständigen Verschluss des Gastrulamundes und in Folge dessen auch das Zustandekommen einer über dem Blastoporus gelegenen Keimscheibe. Vielmehr sind die verdickten Lippen des letzteren, welche die ersten Anfänge einer Keimscheibenbildung darstellen, bei ihrem weiteren Wachsthum genöthigt, sich in den Dotter einzustülpen (Fig. 52 *b*, Fig. 14). Diese Einstülpung (Fig. 14, 15 u. s. f.) hat die Form eines Hohlcylinders, der unten und oben offen ist. Das ehemalige Prostomialfeld (*Blp*[1], Fig. 52 *a*) wird in Folge dieser Invagination ausserordentlich in die Länge gezogen, wie durch die punktirte Linie des Schemas (Fig. 52 *b*) angedeutet ist. Die obere Oeffnung dieses Keimcylinders ist nichts andres als der hoch in den Dotter emporgehobene noch offne Theil des Blastoporus, während wir die untere Oeffnung als Invaginationsporus bezeichnen können. Im Umkreis dieser letztern geht der Cylinder allmählich in das Blastoderm über.

Ebenso wie das Blastoderm zeigt nun auch der eingestülpte Keimcylinder eine ungleiche Dicke seiner Wandungen, und zwar ist von Anfang an die dem serösen Theil des Blastoderms anliegende Seite

die dünnere. Wie ich schon hier erwähnen will, wird diese Hälfte des Keimcylinders zur Bildung der inneren Embryonalhülle, des Amnions, verwandt, sodass nur die verdickte Cylinderwand zur Bildung der Bauchplatte übrig bleibt (Fig. 14 u. ff.). Von untergeordneter Bedeutung ist der Umstand, dass in den meisten Fällen die dünnere Hälfte auch niedriger als die gegenüberliegende Seite ist (Fig. 15, 16 u. a.), ein Verhalten, das in der Fig. 14 allerdings noch nicht zum Ausdruck gekommen ist. Dafür zeigt aber diese Figur eine Besonderheit, die ich sonst nur noch in wenigen Fällen beobachtet habe; sie besteht darin, dass sich noch von dem in den Dotter emporgehobenen Rande des Blastoporus einige wahrscheinlich verspätete Entodermzellen loslösen, um in den Dotter aufzusteigen.

Eine bestimmte Anordnung der Zellen ist auf den ersten Stadien der Invagination (Fig. 14) noch nicht vorhanden, wie überhaupt in den wenigsten Fällen zu dieser Zeit etwas von Zellgrenzen zu bemerken ist. Bald aber sieht man die obersten Zellen der verdickten Cylinderseite sich in besonderer Weise differenziren; sie wachsen sehr schnell zu ansehnlicher Grösse heran (Fig. 15), nehmen polyedrische Gestalt an und zeichnen sich durch eine geringere Tinctionsfähigkeit ihres Plasmaleibes sowie eine andre Beschaffenheit des Kernes aus. Durch rege Theilung vermehren sie sich sehr lebhaft (Fig. 16) und stellen bald einen rundlichen Zellenhaufen, die Geschlechtsanlage, dar, welche in dieser Gestalt während der nächsten Entwicklungsstadien verharrt.

Die Geschlechtszellen liegen auf der Grenze zwischen dem Entoderm, dem Ectoderm der Bauchplatte und dem gleich sich bildenden Mesoderm. Ueber ihre Zugehörigkeit zu einem der drei Keimblätter lässt sich streiten; mir genügt es vollkommen, zu constatiren, dass wir in ihnen indifferente Gebilde vor uns haben, die gerade dort entstehen, wo die drei Keimblätter an einander stossen.

Querschnitte durch diese Stadien bestätigen nur, was wir an den medianen Längsschnitten bereits gesehen haben. Von den Querschnitten Fig. 13 *a* und *b*, die einem Embryo auf dem Stadium der Fig. 15 entnommen sind, ist der erste durch den untern, der andere durch den oberen Theil der Einstülpung geführt. Beide zeigen, dass das Lumen des Cylinders auf dem Querschnitt wirklich kreisförmig, und dass die rechtsseitige Cylinderwand bedeutend verdickt ist. Weiter zeigen sie, dass von der späteren epithelartigen Anordnung der Ektodermzellen noch keine Spur vorhanden ist. In der Fig. 13 *a* vermissen wir links

die Wandung des Cylinders, die naturgemässe Folge davon, dass die verdickte Cylinderwand die gegenüberliegende beträchtlich überragt.

In Fig. 17 ist der Entwicklungsprocess in ein weiteres Stadium gerückt. Die Einstülpung ist höher geworden, ausserdem aber haben sich ihre Zellen in Form eines Cylinderzellenepithels angeordnet, das deswegen auf dem Längsschnitt nicht ganz klar zur Anschauung gekommen ist, weil gleichzeitig die Mesodermbildung schon eingetreten ist.

Das Auftreten des Mesoderms wird durch die Figuren 19 und 20 illustrirt, welche letzteren einer anderen Species, *Aphis saliceli* Kalt. entnommen sind. Alle diese Längsschnitte zeigen uns, dass die Bauchplatte in Folge des Auftretens eines dritten Keimblatts mehrschichtig geworden ist. Das Ectoderm der Bauchplatte besteht aus einer einfachen Schicht hoher Cylinderzellen, über welcher die neugebildete Zellenmasse des Mesoderms gelegen ist, das in Fig. 19 erst in seinen oberen Theilen deutliche Zellgrenzen aufweist. An die Mesodermzellen schliessen sich nach oben die Zellen der Genitalanlage, deren Elemente denen des Mesoderms ausserordentlich an Gestalt gleichen von denen sie sich jedoch deutlich durch ein weit heller gefärbtes Protoplasma unterscheiden. Die Figuren 18 und 19 ergeben ferner, dass diejenige Hälfte des Keimcylinders, welche zum Amnion wird, von der Mesodermbildung vollkommen freibleibt. Ein entsprechend anderes Bild bietet natürlich die Figur 20, welche zwar ebenfalls einen Längsschnitt durch dasselbe Stadium darstellt, der aber nicht median, sondern senkrecht zur Medianebene geführt ist. Hier ist nichts von der Scheitelplatte zu sehen, sondern es ist nur der zur Serosa verjüngte Theil des Blastoderms getroffen. Der eingestülpte Keimcylinder ist da durchschnitten, wo Bauchplatte und Amnion in einander übergehen, und zeigt daher jederseits über dem Entoderm noch die Mesodermschicht.

Nach solchen Längsschnitten könnte man bezüglich der Mesodermbildung leicht in den Irrthum verfallen, dem auch Witlaczil (50) nicht entgangen ist, dass das Mesoderm aus dem Ektoderm durch einfache Abspaltung entstehe, indem sich von jeder ektodermalen Cylinderzelle der Bauchplatte eine zu Mesoderm werdende Zelle der Quere nach abtheile. Dem ist jedoch nicht so; vielmehr ergiebt das Studium von Querschnitten (Fig. 37 *a, b, c,* 38) dieses Stadiums, dass sich von der oberen prostomialen Oeffnung des Cylinders bis zum basalen Uebergang desselben in das Blastoderm eine wenn auch äusserlich wenig ausgeprägte Mesodermfurche längst der Median-

linie der Bauchplatte hinzieht, innerhalb welcher das Mesoderm durch Einstülpung entsteht.

Auf die Details der Mesodermbildung will ich an dieser Stelle noch nicht eingehen, weil dieselben später im Zusammenhang geschildert werden sollen; es genügt daher hier die Constatirung einer medianen Mesodermrinne.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die bezüglichen Arbeiten anderer Autoren, von denen hier besonders METSCHNIKOFF (37) und WITLACZIL (50) in Betracht kommen, so finden wir, dass die hier gegebene Schilderung vollkommen von derjenigen dieser beiden Autoren abweicht. Beide lassen bekanntlich ein geschlossenes Blastoderm sich zum inneren Keimstreifen einstülpen und haben die obere Oeffnung der Invagination vollständig übersehen. Auf alle specielleren Abweichungen einzugehen, halte ich jedoch für überflüssig, weil sie alle mehr oder weniger eine Folge des einen wichtigsten Beobachtungsfehlers sind. Gleichfalls wurde von ihnen die Entstehung des Mesoderms innerhalb der erwähnten Rinne übersehen.

4. Die Bildung des secundären Dotters.

Wir kommen jetzt zu der, wenn auch nicht wichtigsten, so doch zu der auffallendsten Erscheinung während der ganzen Aphidenentwicklung, zu der Entstehung des secundären Dotters.

Ich habe bereits im Anfang meiner Schilderung erwähnt, dass der vom jungen Ei selbst gebildete Dotter, den wir den primären nennen wollen, wenig beträchtlich ist und zum grössten Theil aus Fetttröpfchen und nur aus verhältnissmässig wenigen festen Granulationen besteht, die dem sich entwickelnden Ei eine ziemliche Durchsichtigkeit bewahren. Auf Schnitten durch Eier und junge Embryonen (Fig. 1—8) sind die Deutoplasmatröpfchen in Folge der Behandlung mit Alcohol extrahirt und nur das feine protoplasmatische Maschenwerk erhalten geblieben, welches jene suspendirt enthielt. Auf dem Schnitt erscheint daher der vom Blastoderm umschlossene Dotter bis zum Gastrulastadium ganz hell, und man ist um so mehr erstaunt, im nächsten Stadium (Fig. 9) an derselben Stelle, die vorhin vom primären Dotter eingenommen war, eine dunkle feinkörnige Dottermasse vorzufinden, die den secundären Dotter darstellt.

METSCHNIKOFF (37) ist der Erste gewesen, der die Entstehung dieses eigenthümlichen Gebildes ausführlich beschrieben hat. Nach ihm soll sich von dem sich einstülpenden Keimstreifen eine Zelle

ablösen, die sich im frischen Zustande durch besondere Grösse und Färbung auszeichnet, und durch lebhafte Vermehrung den fraglichen Dotter bilden. Dieser ist nach ihm eine Summe von rundlichen Zellen, die den primären Dotter allmählich verdrängen.

Blieb schon nach der METSCHNIKOFF'schen Untersuchung der secundäre Dotter ein sehr räthselhaftes Gebilde, so wurde seine wahre Bedeutung noch mehr durch WITLACZIL verdunkelt. In einer anatomischen Arbeit über den Bau der Blattläuse (49) glaubte dieser Autor im fertigen Thier eine Verbindung des zu dieser Zeit in Strängen angeordneten secundären Dotters mit dem Darm aufgefunden zu haben, und meint daher den secundären Dotter für die bislang bei den viviparen Aphiden vermissten MALPIGHI'schen Gefässe in Anspruch nehmen zu müssen. Darnach hätte also der secundäre Dotter aus einer Ausstülpung des Enddarms hervorgehen müssen. Bei seiner später publicirten entwicklungsgeschichtlichen Arbeit (50) musste der Verfasser natürlich finden, dass er mit seiner wunderlichen Ansicht gänzlich fehlgegangen war, dass der secundäre Dotter nicht erst bei Gelegenheit der Darmbildung entstehe, sondern schon in eine so frühe Zeit des Embryonallebens hinabreiche, dass von einer Beziehung zu den MALPIGHI'schen Gefässen auch nicht im Entferntesten die Rede sein kann. Die in seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung geschilderte Entstehung des secundären Dotters enthält nun allerdings ein Korn von Wahrheit, dasselbe ist aber in solchem Grade in neue Irrthümer gehüllt, dass man auch nach dieser Darstellung noch keine Vorstellung von der wahren Natur des secundären Dotters erlangt.

Nach unserm Autor entsteht dieser räthselhafte Dotter etwa auf folgende Weise. Auf einem Stadium, das meiner Gastrula entspricht, bildet sich in der Gegend des hinteren Eipols im Follikelepithel eine Anschwellung durch stärkeres Wachsthum einiger Zellen. Eine von diesen Follikelepithelzellen wächst nun gegen das Ei zu und verursacht, indem sie durch Wachsthum und lebhafte Theilung sich in einen Zellenhaufen umwandelt, am hinteren Eipol eine Einstülpung des hier geschlossenen Blastoderms. Dieser, in das Ei einwuchernde, vom Follikelepithel entstammende Zellenhaufen stellt die erste Anlage des secundären Dotters dar, der allmählich immer weiter in das Ei eindringt, von dem emporgehobenen Blastoderm jedoch umhüllt bleibt. Im Lauf der Zeit soll dieser blastodermale Ueberzug allerdings dünner und dünner werden, um sich schliesslich ganz zu verlieren. Demnach weist zu dieser Zeit das Ei zwei verschiedene Einstülpungen auf, die von einander ganz unabhängig sind. Die eine wird gebildet von dem

invaginirten Keimstreifen, die andere von dem eben geschilderten secundären Dotter. Die nach der Fig. 20 WITLACZIL's entworfene schematische Fig. 53 mag zur Erläuterung dieser etwas complicirten Ansicht unseres Verfassers dienen. In derselben stellt *a* die Scheitelplatte, *b* den eingestülpten Keimstreifen, *c* das Amnion und *d* den Invaginationsporus dar. Daneben findet sich die andre Einstülpung für den secundären Dotter (*e*), welch letzterer durch den Stiel *f*, der sich bis in das späteste Embryonalleben, bis zur Umrollung des Embryo erhalten soll, mit dem verdickten Theil des Follikelepithels (*g*) in Verbindung steht. Mit *h* ist der angebliche blastodermale Ueberzug des secundären Dotters bezeichnet, der natürlich an der Einstülpungsöffnung in das Blastoderm übergehen muss, wie auch aus dem Schema ersichtlich. Nun fragt es sich aber, wo beim Vordringen der compacten Zellenmasse des secundären Dotters der primäre Dotter mit seinen Zellen bleibt, die doch auch nach WITLACZIL das Entoderm bedeuten. Leider spricht der Verfasser sich hierüber nicht ganz klar aus, doch scheint er anzunehmen, was auch ich für richtig halte, dass der primäre Dotter in dem Maasse von den Entodermzellen resorbirt wird, als der secundäre Dotter in das Ei vordringt. Die Entodermzellen selbst aber, und das ist vollständig unrichtig, sollen nun an den vordern Eipol gedrängt werden und können hier noch längere Zeit unterhalb des Blastoderms in Form von 3—8 amöboiden Zellen erhalten bleiben (*i* in Fig. 53). Wie dann aus seinen weiteren Ausführungen p. 648 hervorgeht, nimmt er an, dass „diese letzten Reste des Dotters" später zu Grunde gehen, ohne irgend einen Antheil am Aufbau des Organismus genommen zu haben. Mit anderen Worten, der Autor theilt uns hier die allerdings überraschende Thatsache mit, dass in einem gewissen Zeitpunkte das Entoderm zu Grunde geht und der Embryo alsdann nur noch aus Ektoderm und Mesoderm besteht. In Folge dieser sonderbaren Angabe kann sich nun nach WITLACZIL der Mitteldarm später nicht aus dem Entoderm aufbauen, sondern der Verfasser ist genöthigt, denselben vom Ektoderm herzuleiten.

In Wirklichkeit liegt nun aber der eigentliche Sachverhalt ganz anders und weit einfacher, als das nach WITLACZIL der Fall ist. Von seiner ganzen Darstellung ist nur das Eine richtig, dass der secundäre Dotter vom Follikelepithel seinen Ursprung nimmt.

Die Entstehung des secundären Dotters reicht in die Zeit des frühesten Embryonallebens hinab. Während das Ei bis zum Gastrulastadium völlig frei innerhalb des Follikelepitels gelegen und allseitig vom demselben durch einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt

war, beginnt sich noch während der Gastrulation der untere Eipol eng an den Follikel anzulegen (Fig. 5, 7, 8), so dass das am Blastoporus frei zu Tage tretende protoplasmatische Netzwerk mit der Wand des Eifollikels in unmittelbare Berührung tritt und darauf eine Verschmelzung erfolgt. Diese Verschmelzungsstelle liegt nicht genau in der queren Wand, welche zwei aufeinanderfolgende Eikammern von einander trennt, sondern wie Fig. 21 zeigt, regelmässig seitlich von derselben. An dieser Stelle beginnt nun die sonst zarte Follikelwand sich mächtig zu verdicken in Folge des besonderen Grössenwachsthums der hier gelegenen Zellen und ihrer Kerne. In Fig. 12, einem abnorm sich entwickelnden Ei, in dem es nicht zur Bildung von secundärem Dotter gekommen ist, sieht man seitlich von der Verbindungsstelle der beiden aufeinanderfolgenden Eikammern trotzdem diese verdickte Stelle des Follikelepithels (bei *ep*) mit ihren mächtigen Kernen von eigenthümlich granulirter Beschaffenheit. Innerhalb dieser Epithelverdickung nimmt nun das Protoplasma (Fig. 9, 16, 20, 21, 22, 23) eine feinkörnige Beschaffenheit an und verwandelt sich in eine Summe feiner Dotterkörnchen, bei deren Bildung die Kerne in Mitleidenschaft gezogen werden und der Atrophie anheimfallen. So findet man bald an der verdickten Stelle des Follikelepithels nur noch eine feinkörnige Dottermasse ohne jede Spur der früher vorhandenen Kerne (Fig. 9, 16, 20–23). Höchstens sind von den letzteren zur Zeit der Dottereinwanderung nur noch spärliche Trümmer in Gestalt zerstreuter Chromatingranula nachzuweisen.

Diese innerhalb der Epithelverdickung producirte Dottermasse ist es nun, welche in das Ei eintritt und demselben den sogenannten secundären Dotter liefert. Dass es sich dabei nicht um eine Einwanderung von Zellen, sondern lediglich eines todten Nahrungsdotters handeln kann, liegt auf der Hand. Die Zeit der Einwanderung ist ziemlich variabel; in einigen Fällen (Fig. 9) ist sie schon mit Ablauf der Gastrulation vollendet, während sie wohl am häufigsten gleichzeitig mit dem Auftreten des Keimstreifens verläuft (Fig. 21, 22). Die Fig. 22 stellt einen Embryo dar, bei dem in Folge lebhafter Zellvermehrung in den Lippen des Blastoporus schon ein kurzer Keimcylinder entstanden ist, der unten und oben offen, an seiner Spitze den unverschlossenen Theil des Blastoporus trägt. Da der Schnitt nicht in die Medianebene gefallen ist, tritt ein Unterschied von Amnion und Keimstreif nicht hervor. Durch das Lumen dieses Cylinders dringt nun der feinkörnige Dotter in das Innere ein und hat in unserer Figur bereits ein Drittheil des Lumens eingenommen. Etwas weiter ist der

Process in der Fig. 21 gediehen, die sonst ein ähnliches Bild bietet wie Fig. 22, nur dass die Wandungen des Cylinders sehr ungleich hoch sind und der Keimstreif eine auffallende Krümmung zeigt. Nahezu vollendet ist die Einwanderung des Dotters in der Fig. 23, indem derselbe hier schon dreiviertel des gesammten Eiinhalts ausmacht. Doch ist zu dieser Zeichnung zu bemerken, dass der Schnitt nicht genau durch die Mitte der Invagination ging, sondern den eingestülpten Cylinder, der sonst dieselbe Form hat wie in Fig. 19, nur seitlich getroffen hat. In Folge dessen ist die Dottersäule, die das Lumen des Cylinders ausfüllt, nicht zur Anschauung gekommen. In den Figuren 9, 14—20 ist bereits der gesammte primäre Dotter durch den secundären ersetzt; auch sieht man an den meisten Schnitten den mächtigen säulenartigen Strang, welcher bis zum Schluss der prostomialen Oeffnung des Keimcylinders die Verbindung mit dem Follikelepithel herstellt.

Während die ringsum scharf begrenzten Cylinderzellen des Blastoderms zum guten Theil ihre Nahrung auf endosmotischem Wege aus der den Embryo umgebenden Flüssigkeit hernehmen mögen, ist es von vornherein klar, dass die amöboiden Entodermzellen besonders auf die in ihren Protoplasmamaschen suspendirten Tröpfchen primären Dotters angewiesen sind. Bei der lebhaften Vermehrung dieser Zellen muss natürlich der letztere allmählich aufgebraucht werden, und zwar geht dieser Aufbrauch am raschesten am untern Eipol vor sich, weil hier die Entodermzellen ihre erste Entstehung nehmen und sie an dieser Stelle während der Zeit der Gastrulation immer in grösster Anzahl (Fig. 6, 7, 8) angetroffen werden, bis sie nach und nach ihren Entstehungsort verlassen. Von diesem untern Eiende aus schreitet der Dotterverbrauch ganz allmählich nach oben fort.

In gleichem Maasse nun aber, wie der primäre Dotter aufgezehrt wird, dringt vom Follikelepithel her der secundäre Dotter nach, um in der gleichen Richtung sich vorwärts zu bewegen. Bei diesem Vordringen des dunklen Dotters werden jedoch nicht die restirenden Entodermzellen in eine Ecke geschoben, wie Witlaczil genöthigt war anzunehmen, sondern die feinkörnige Substanz desselben lagert sich in dieselben Maschenräume, die vorhin vom primären Dotter eingenommen waren. Das Protoplasmanetz mit seinen Entodermzellen aber bleibt bestehen, als wenn gar nichts vorgefallen wäre. Dasselbe Maschenwerk, das in der Fig. 21 und 22 durch seine Regelmässigkeit unsere Aufmerksamkeit erregt, finden wir in den Figuren 19 und 20 wieder; während dort die Lückenräume wegen des vom Alcohol extrahirten

primären Dotters bis auf einige Körnchen leer waren, sind sie in den letzteren Figuren durch die feinkörnige Masse des secundären Dotters ausgefüllt. Die einen Theil des Protoplasmanetzes ausmachenden Entodermzellen haben ihre Lagebeziehungen durchaus nicht geändert.

An den Figuren 19 und 20, sowie an allen andern Stadien mit eingestülptem Keimcylinder fällt der Umstand auf, dass stets der Dotter im Lumen des Cylinders ganz frei von den Entodermzellen und ihrem Protoplasmanetz ist. Das hat indessen gar nichts mit einer Verdrängung der letzteren Elemente durch den vordringenden Dotter zu thun, sondern hat einen ganz andern Grund. — Wenn der invaginirte Keimcylinder von vorne herein die Gestalt hätte, die er erst später (Fig. 24) erreicht, d. h. wenn er, wie Metschnikoff und Witlaczil glaubten, durch Einstülpung eines geschlossenen Blastoderms entstände und von Anfang an die obere Oeffnung fehlte, wie das bei andern Insecten, nach den vorhandenen Untersuchungen zu urtheilen, der Fall ist, so müssten sich nothwendiger Weise die Entodermzellen vor der andringenden Einstülpung des Keimstreifens zurückziehen. Verschiedene später zu erörternde Anzeichen sprechen nun dafür, dass bei den Vorfahren der Aphiden, denen ein secundärer Dotter noch abging, der Blastoporus sich gleich nach der Entodermbildung und bereits vor dem Eintritt der Invagination schloss. Die Einstülpung müsste demnach bei den Vorfahren oben geschlossen sein und die Entodermzellen, die schon gleich bei ihrer Entstehung am Prostomarande das Bestreben haben, nach oben zu wandern, vor sich herdrängen. Unsere heutigen Aphiden haben im Anschluss an ihre besonderen Fortpflanzungsverhältnisse den secundären Dotter als etwas ganz Neues hinzuerworben. Es ist nur eine Anpassung an diesen nachträglich einwandernden Dotter, dass bei Aphis ein Theil des Blastoporus länger erhalten bleibt, als es ohne diese merkwürdige Dotterbildung der Fall wäre. Die Entodermzellen aber mit ihrem plasmatischen Netzwerk, die von der neuerworbenen Dotterbildung gar nicht tangirt werden, verhalten sich genau so, als wenn die obere Oeffnung des invaginirten Cylinders gar nicht vorhanden wäre, d. h. sie behalten die von den Vorfahren ererbte Eigenschaft bei und ziehen sich vor der eindringenden Invagination freiwillig zurück, als ob die letztere oben geschlossen wäre. Aus diesem Grunde findet man bei weiter vorgeschrittener Einstülpung (Fig. 19, 20) im Lumen des Cylinders weder die Entodermzellen noch ihr plasmatisches Netzwerk, sondern lediglich die feinkörnige Masse des secundären Dotters.

Dass es in der That nicht der Dotter ist, der das Entoderm aus

dem Cylinderlumen verdrängt, geht ausserdem auch noch daraus hervor, dass alsdann auch oberhalb des Cylinders das Protoplasmanetz mit den Zellen fehlen und in eine Ecke gedrängt sein müsste, was ja aber nach meinen Zeichnungen ganz und gar nicht der Fall ist. Da auch der sich einstülpende Cylinder selbst keine verdrängende Wirkung ausüben kann, weil er eben an seiner Spitze offen ist, so kann das Zurückweichen des Entoderms nur in dem ihm von Anfang seiner Entstehung an eigenthümlichen Bestreben seinen Grund finden, sich möglichst vom Blastoporusrande zu entfernen.

Dass der secundäre Dotter der Aphiden im Lumen des Keimcylinders völlig frei von zelligen Elementen ist, kann im Interesse der richtigen Deutung seiner morphologischen Natur nur als ein sehr glücklicher Umstand gedeutet werden. Durch nichts konnte schlagender die Unrichtigkeit der Ansicht meiner Vorgänger erwiesen werden, nach welcher der secundäre Dotter eine zellige Beschaffenheit besitzen soll. Wäre diese Ansicht richtig und wären seine Zellen hervorgegangen aus der wiederholten Theilung einer Zelle des Follikelepithels, so müsste als nothwendige Consequenz gerade das Lumen des Cylinders mindestens Kerne enthalten, von denen ich aber weder an frischen Objecten noch an den zahlreichen Schnitten, welche ich von diesem Stadium besitze, irgend eine Spur wahrnehmen konnte. Stets war das Lumen des Cylinders lediglich von einer ganz gleichmässigen, feinkörnigen Masse eingenommen, in der ich nur ein einziges Mal, nämlich in Fig. 22, ausserdem noch einige wenig grössere tinctionsfähige Körnchen in Form einer Gruppe an der linken Wand des Cylinders wahrnehmen konnte. Diese Körnchengruppe ist aber weit davon entfernt, einen intacten Kern darzustellen, sondern kann nur als die letzten Trümmmer eines solchen aufgefasst werden, die bei der Dottereinwanderung noch vor ihrem Verbrauch zur Bildung von Dottersubstanz mit in das Ei gerathen sind, aber selbstverständlich nur als todte Nahrungsmasse in Betracht kommen können.

Es ist ein sehr häufiges, fast regelmässiges Vorkommniss, das nicht das gesammte entodermale Maschenwerk mit secundärem Dotter angefüllt wird, sondern (wie in Fig. 14, 16, 19) zwischen Blastoderm und dunklem Dotter ein Quantum hellen Dotters mit einigen Entodermzellen übrig bleibt. Diese Zellen sind identisch mit jenen amöboiden Wanderzellen, die Witlaczil als die letzten Reste des vom secundären Dotter verdrängten Entoderms angesehen hat. Dieselben gehen aber durchaus nicht zu Grunde, wie er meint, sondern

sind in ihrer Bedeutung und ihrem ferneren Schicksal völlig identisch mit den im secundären Dotter liegenden amöboiden Entodermzellen und wie diese bestimmt, noch wichtige Rollen beim Aufbau des Embryos zu übernehmen.

Wie bereits erwähnt und an zahlreichen Figuren ersichtlich, ist während des gesammten Processes der Einwanderung des secundären Nahrungsdotters der letztere durch einen mächtigen soliden Strang von Dottersubstanz mit jener Verdickung des Follikelepithels in Verbindung, welche physiologisch einer Placentenbildung gleichkommt. Dieser Dotterstrang im wahren Sinne des Worts ist stets von ausserordentlicher Mächtigkeit und bald von einer beträchtlichen Länge (Fig. 16), bald ganz kurz wie in Fig. 14. Er bleibt durchaus nicht bis zur spätern Umrollung des Embryos erhalten, wie Witlaczil meint (wenn dieser Autor wirklich dasselbe Gebilde gesehen hat, was mir sehr zweifelhaft erscheinen muss), sondern er geht schon zu Grunde, bevor sich die obere Oeffnung des Keimcylinders geschlossen hat. Die Loslösung des Embryos vom Follikelepithel bedeutet das Aufhören der Dottereinwanderung. Das letzte Stadium derselben stellt die Figur 18 dar. Wie man aus diesem sagittalen Längsschnitt ersieht, legen sich zunächst an der äusseren Invaginationsöffnung des Keimcylinders die beiderseitigen Ränder, Amnion und Keimstreifbasis, dicht an einander, so dass die vorher runde Oeffnung (Fig. 13 *a, b*) zu einem queren Spalt (Querschnitt Fig 37 *a, b*) wird und dadurch der bereits im Ei befindliche Theil des Dotters vom Epithel abgeschnürt wird. Indem nun dieses Aneinanderlegen der gegenüberliegenden Cylinderwände von unten nach oben fortschreitet, wird aller noch im Lumen des Cylinders gelegene Dotter durch die obere Oeffnung der Invagination in das Eiinnere hineingepresst. Erst wenn aus dem Hohlraum des Keimcylinders aller Dotter verschwunden ist, schliesst sich die an seiner Spitze gelegene prostomiale Oeffnung, und wir erhalten das Bild der Fig. 24. Genau an derselben Stelle, an der der letzte Rest des Blastoporus zum Verschluss kommt, tritt später die Einstülpung für den Enddarm auf.

Der secundäre Dotter ist nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, lediglich auf die Sommereier beschränkt, sondern kommt auch beim Winterei der oviparen Generation, wenn auch nicht in derselben Mächtigkeit vor. Da nun aber das Winterei vollständig ausreift und auswächst, bevor es seine Entwicklung beginnt, und bei ihm der primäre, d. h. der im Ei selbst entstandene Dotter, dieselbe Mächtigkeit

erlangt, wie der Nahrungsdotter andrer Insecteneier, so erscheint es zunächst höchst wunderbar, dass diese Eier trotzdem noch mit einem secundären Dotter versehen werden. Man kann es verstehen, wie diese Verhältnisse beim Winterei Balbiani (2) zu seiner geistreichen Hypothese verleiteten, nach der die Aphiden Zwitter und der secundäre Dotter eine männliche Keimdrüse sein sollte. Nachdem wir aber gesehen haben, dass der secundäre Dotter der viviparen Aphiden lediglich eine amorphe Nahrungsmasse darstellt, die ihrer ganzen Entstehung und, wie wir erfahren werden, auch ihrem ferneren Schicksal nach unter keinen Umständen eine solche Deutung zulässt, müssen wir für die Existenz des secundären Dotters im Winterei eine andere Erklärung suchen. Ich glaube, sie bietet sich ohne Weiteres in dem Umstande, dass im Gegensatz zu andern Insecten auch der im Winterei entwickelte Embryo bereits als Embryo das Geschäft der Fortpflanzung beginnt, indem er bereits vor seinem Ausschlüpfen wiederum junge Embryonen in seinem Innern aufweist. Hierdurch aber werden Anforderungen an die im Ei aufgespeicherten Reservestoffe gestellt, die allein der im Ei selbst gebildete Dotter nicht erfüllen kann und bei anderen Insecten auch nicht zu erfüllen braucht; ihm ist daher auch im Ei der oviparen Aphis ein secundärer Dotter zur Seite gestellt. Wenn aber im Laufe der Entwicklung der secundäre Dotter nicht vollständig aufgebraucht wird, sondern Theile desselben noch im ausgebildeten Thier in strangartiger Anordnung jederseits vom Darm gesehen werden, so spricht das ebenso sehr für mich wie für Balbiani. Nach meiner Ansicht können diese übrigbleibenden Dottermassen auch noch fernerhin als Reservestoffe gelten, die als Regulatoren dem Interesse einer regelmässig fortschreitenden Fortpflanzung dienen: sie werden angegriffen in dem Moment, in welchem Nahrungsmangel an das Thier herantritt und sichern auf diese Weise die Nachkommenschaft.

In Bezug auf die Entstehung des secundären Dotters im Winterei von Aphis sind wir nun gänzlich auf die Angaben Balbiani's (2) angewiesen, die jedoch mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden müssen, weil die angewandte Untersuchungsmethode der Schwierigkeit des Objects nicht gewachsen war und manche wichtige Punkte der Arbeit sich bereits als unzuverlässig erwiesen haben. Nach Balbiani wächst dem aus dem Keimfach in die Eikammer übertretenden Eichen vom untern Ende des Follikels aus eine Epithelzelle entgegen, die in den Plasmaleib des Eies eindringt, mit ihrem Stiel aber dem Follikel angeheftet bleibt. Diese „Antipodenzelle“ vermehrt sich lebhaft durch Theilung und producirt so einen am untern Ende des Eies gelegenen

Zellenhaufen, der die Anlage des secundären Dotters darstellt und erst im reifen Ei seine Verbindung mit dem Follikelepithel aufgiebt. Dieser zellige secundäre Dotter liegt nun zwar innerhalb des Chorions, aber doch nicht im Eikörper selbst, sondern ist dem letzteren während des Reifestadiums des Eies vielmehr nur angelagert. Er liegt in einer tiefen Grube des untern Eipols, deren Ränder bald näher bald weiter aneinandergerückt sind und sogar vorübergehend die Oeffnung schliessen können; immer aber liegt er ausserhalb der Plasmarinde des Eies, um erst nach dem Eintritt der Embryonalentwicklung wirklich in das Ei einzudringen. Von diesem eigentlichen Eindringen in den Eikörper erfahren wir aber von Balbiani im Grunde sehr wenig. Er beschreibt nur, wie das Blastoderm sich bildet, dass es auch die basale Grube auskleidet und dass sich gleichzeitig diese letztere ausserordentlich vertieft, wodurch der secundäre Dotter zwar weit vorgeschoben wird, aber immer noch ausserhalb des Blastoderms liegt. Wenn wir nun berücksichtigen, dass, wie Balbiani angiebt, die Wandungen*) der Grube oder Invagination zum Keimstreifen werden, wie ich es für die viviparen Aphiden geschildert, so muss ich nach Analogie dieser letzteren annehmen, dass sich auch beim Winterei an der Spitze dieser cylindrischen Invagination eine Oeffnung finde, durch welche der secundäre Dotter wirklich in das Eiinnere gelangen kann.

Wie wir aus dieser Schilderung Balbiani's erschliessen können, geht auch bei dem Winterei die Bildung des secundären Dotters im Grossen und Ganzen in derselben Form vor sich, wie das beim Sommerei der Fall ist. Vor allen Dingen ist er auch beim Winterei epithelialen Ursprungs; was nun aber die von Balbiani behauptete zellige Beschaffenheit dieses Dotters anlangt, so liegen hier zweierlei Möglichkeiten vor. Entweder irrt sich Balbiani, und der Dotter zeigt von Anfang an, genau untersucht, dieselbe Struktur wie der des Sommereies, oder aber der secundäre Dotter ist anfangs wirklich zellig, um aber später sich in eine amorphe Masse zu verwandeln. Beim Sommerei entsteht, wie geschildert, der betreffende Dotter ebenfalls aus einer Umwandlung von Zellen, von Epithelzellen, allein hier findet die Umwandlung noch innerhalb des Epithels selbst statt, und der Dotter tritt bereits als amorphe Masse in das Ei ein. Wenn nun die Schilderung Balbiani's richtig ist, so geht beim Winterei dieser Umwandlungs-

*) Wenn diese Wandungen zum Keimstreifen werden sollen, wie Balbiani angiebt und wie es auch mir wahrscheinlich dünkt, so hat er dieselben wohl etwas sehr dünn gezeichnet.

process, der sich äusserlich durch das Auftreten der grünen Dotterfärbung anzeigt, ausserhalb des Epithels, nämlich innerhalb jener Grube vor sich, welche am untern Eipol gefunden wird. Balbiani beschreibt eben, wie eine einzelne Epithelzelle in diese Grube tritt, sich hier durch Theilung vermehrt und in einen Zellhaufen umwandelt, der anfangs noch ungefärbt erscheint. Dieser Zellhaufen repräsentirt daher zu dieser Zeit lediglich ein Stück losgelöstes Epithel. Die durch das Auftreten der grünen Färbung angezeigte Umwandlung in Dottersubstanz kann aber naturgemäss nur allmählich fortschreiten, und so ist es sehr wohl möglich, dass der französische Forscher noch längere Zeit hindurch Kerne in dieser Masse vorfand. Das schliesst aber durchaus nicht aus, dass später, wenn die Umwandlung vollendet ist, diese Kerne verschwunden sind und der Dotter alsdann auch beim Winterei als amorphe Masse in das Eiinnere eindringt.

Immerhin ist für mich die erste der beiden Möglichkeiten, nach der sich Balbiani geirrt und der Dotter von Anfang an dieselbe Beschaffenheit wie im Sommerei hat, die wahrscheinlichere. Bestimmend ist für mich noch besonders, dass auch bei *Psylla*, deren Ei ähnliche Verhältnisse darbietet wie das Winterei von *Aphis*, der secundäre Dotter von Anfang an dieselbe Beschaffenheit hat und genau so entsteht wie im Sommerei von *Aphis*. Zur Zeit der Eireife, wo bei *Psylla* der secundäre Dotter genau dieselbe Lage einnimmt, wie das zu dieser Zeit beim Winterei von *Aphis* der Fall ist, schildert Metschnikoff (37) die Structur dieses Dotters folgendermaassen: „In einem reifen, zum Ablegen bereiten Ei der genannten Species finden wir am untern Ende (wo sich das Eistielchen inserirt) einen runden, $^1/_{15}$ mm im Durchmesser haltenden Körper, welcher, bei näherer Betrachtung, sich als aus einer Menge dicht aneinanderliegender Körperchen einer Eiweisssubstanz bestehendes Organ erweist. In diesem Organe können wir noch ebenso wenig wie im übrigen Theile des Eies eine Spur der Zellenstruktur wahrnehmen.“ In Betreff dieser nichtzelligen secundären Dotters kommt er bei *Psylla* zu einem richtigeren Resultat, als das bei *Aphis* der Fall war. „Während das Ei im Wachsthum begriffen ist, erfährt der unterste Theil der Keimfachwandung folgende Veränderung. Die früher so deutlich differenzirten cylindrischen Zellen des bezeichneten Theiles fangen an mit einander zu verschmelzen, wobei sie ihre Kerne und Kernkörperchen verlieren und schlechtweg in eine strukturlose Masse übergehen. Diese Masse wird scharf von den seitlich liegenden, sehr deutlichen Zellen begrenzt und nimmt bald eine mehr abgerundete Gesammtform an. Allmählich gestaltet sie

sich zu einem kugelförmigen Körper, welcher nun mehr und mehr seine Lage verändert, indem er sich in die Höhe schiebt und dabei von dem feinkörnigen, an der Peripherie des Eies liegenden Dotter umgeben wird. In gleicher Zeit wird eine derartige Veränderung in der Zusammensetzung des runden Körpers bemerkbar, dass dieser aus einer Anzahl Eiweisskörperchen bestehend erscheint.“ Weiter heisst es dann: „Es ist aus dem oben Gesagten zu schliessen, dass das runde Organ unverändert bis zum Ablegen der Eier bleibt, an welchen mittlerweile sich das Chorion mit dem röhrigen Fortsatze gebildet hat und in denen man zur betreffenden Zeit auch kein Keimbläschen mehr findet.“ Man ersieht aus dieser interessanten Beschreibung, dass bei *Psylla* die Bildung des secundären Dotters genau so vor sich geht, wie ich sie vom Sommerei von *Aphis* geschildert habe, und dass ferner in Bezug auf die Struktur des so entstandenen Dotters dieselbe Uebereinstimmung herrscht. Erst später, nach der Vollendung des Blastoderms, liessen sich nach unserm Verfahren Kerne in dem secundären Dotter von *Psylla* nachweisen, Kerne, die nach meiner Ueberzeugung aber Entodermzellen angehören, welche man ja auch im Sommerei von *Aphis* (Fig. 19 u. a. m.) später innerhalb des Dotters antrifft, die aber mit einer zelligen Structur des letzteren nichts zu schaffen haben.

Da demnach das Sommerei von *Aphis* und das Ei von *Psylla* in Bezug auf den secundären Dotter die vollste Uebereinstimmung zeigen, so kann ich nicht glauben, dass das Winterei von *Aphis* eine Ausnahme machen sollte.

Schliesslich kommt auch noch bei den Schildläusen ein secundärer Nahrungsdotter vor, in Bezug auf dessen Entstehung Metschnikoff (37) jedoch in dieselben Irrthümer verfallen ist wie bei den viviparen Aphiden.

5. Das Auswachsen des Keimstreifens und der Embryonalhüllen.

Mit dem Schluss des letzten Prostomarestes tritt der Embryo in eine neue Entwicklungsperiode, die lediglich dem Auswachsen des Keimstreifens und der bereits früher angelegten Embryonalhüllen gewidmet ist, und in der keinerlei Neubildungen auftreten. Es ist diese Periode schärfer umgrenzt als andere, einerseits durch den bereits angeführten Schluss der oberen Oeffnung des Keimcylinders, andererseits durch das Auftreten der Segmente.

An den Figuren 14—23 sahen wir, dass die Einstülpung für den Keimcylinder genau am untern Eipol auftritt. Mit dem Schluss der

oberen Cylinderöffnung aber tritt gleichzeitig eine Verschiebung der Invaginationsöffnung ein, die lediglich eine Folge der bereits besprochenen Lageverschiebung der Scheitelplatte ist. Indem letztere nach dem Verlassen ihrer ursprünglichen Lage am Scheitelpol immer weiter nach abwärts rückt, wird die Invaginationsöffnung entsprechend auf die Seite geschoben. Die einzelnen Phasen dieses Vorganges werden durch die Figuren 24—29 veranschaulicht. In der letzteren Figur, in der die Scheitelplatte an das Ziel ihrer Wanderung, an den untern Eipol, gelangt ist, hat auch die Invaginationsöffnung ihre endgültige Lage eingenommen. Sie ist hoch auf die Seite des Eies hinaufgerückt und hat eine Drehung von fast 90° gemacht, während die Scheitelplatte selbst einen Weg von 180° zurückgelegt hat.

Der Keimcylinder ist bei Erlangung des prostomialen Abschlusses bei verschiedenen Embryonen derselben Species stets von etwas verschiedener Länge. Diese Unterschiede, die übrigens der definitiven Länge des Keimcylinders gegenüber kaum ins Gewicht fallen, hängen mit der Bildung des secundären Dotters zusammen. Wenn die Production des letzteren früh einsetzt, findet auch die Einwanderung desselben früh ihren Abschluss, sodass in diesem Fall sich auch der Rest des Prostomas früher, d. h. zu einer Zeit schliessen kann, wo der Keimcylinder noch relativ kurz ist. Ausserdem aber bestehen in diesem Punkte auch Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, die z. B. zwischen *Aph. pelargonii* und *Aph. saliceti* recht bedeutend sind, indem bei letzterer Art der Keimcylinder bereits vor seinem Schluss eine weit beträchtlichere Länge erreicht (Fig. 19, 20), als das bei *Aph. pelargonii* in der Regel der Fall zu sein pflegt. Ich halte mich bei meiner Schilderung ausschliesslich an letztere Art.

Schon der ganz junge eben geschlossene Keimcylinder (Fig. 24) beginnt sich etwas zu krümmen, indem er sich mit seiner Spitze der zur Serosa gewordenen Blastodermseite anlegt, was einerseits durch zunehmende Verdickung des Keimstreifens in Folge der Mesodermbildung, andrerseits durch die terminale Lage der Genitalanlage bedingt wird. Gleichzeitig nun mit der durch die Lageverschiebung der Scheitelplatte hervorgerufenen allmählichen Ortsveränderung der Invaginationsöffnung nimmt der ganze Cylinder an Länge zu. Da er hierbei durch den Dotter einen Widerstand erfährt, fängt seine Spitze an, sich umzulegen (Fig. 25). Diese Biegung ist auf dem folgenden Stadium (Fig. 26) zu einer deutlichen Knickung geworden, welche bei weiterer Längenzunahme des Ganzen vorangeschoben wird, bis sie in Fig. 27 die Serosa erreicht hat.

Wir können jetzt einen aufsteigenden und absteigenden Theil des Keimcylinders unterscheiden; da Keimstreif und Amnion ganz gleich bei dieser Knickung betheiligt sind, lässt natürlich jedes derselben einzeln betrachtet dieselbe Eintheilung zu. Der aufsteigende Theil des Keimstreifens reicht vom Invaginationsporus bis zur Umbiegungsstelle und stellt die Anlage für die drei Kopf- und die drei Thorakalsegmente dar; der absteigende Theil reicht von der Knickung bis zum Ende des Cylinders und hat die Segmente des Abdomens zu bilden. Da nun die Serosa beim weiteren Wachsthum den Cylinder hindert, in derselben Richtung weiter zu wachsen, muss sich derselbe in der Weise, wie es Fig. 28 zeigt, entsprechend der Oberfläche des Eies krümmen, so dass also die Knickungsstelle senkrecht über der Invaginationsöffnung zu liegen kommt. Der aufsteigende Theil des Keimstreifens hat hiermit seine definitive Länge erreicht, weshalb die Knickungsstelle auch während des folgenden Stadiums (Fig. 29) ihre Lage nicht mehr verändert hat. Der abdominale Theil des Keimstreifens jedoch, der, wie aus einem Vergleich der Figuren 27 und 28 erhellt, etwas im Wachsthum zurückgeblieben ist, holt jetzt das Verlorene nach und gelangt, dem Kopftheil der aufsteigenden Keimstreifhälfte folgend (Fig. 29), allmählich mit seiner Spitze dicht über dem Invaginationsporus an.

Obwohl nun der secundäre Dotter mit dem Entoderm wegen seiner leichten Verschiebbarkeit nach Möglichkeit dem wachsenden Keimstreifen ausweicht und daher die grössten Lageveränderungen erfährt, muss er dennoch dem Keimstreifen einen gewissen Widerstand entgegensetzen, der bewirkt, dass dieser seine frühere regelmässig symmetrische Lagerung zur Medianebene aufgiebt. Am meisten wird hiervon das abdominale Ende des Keimstreifens betroffen, welcher ganz zur Seite gedrängt wird, wie man leicht aus dem Querschnitt Fig. 39 ersieht, der in der Gegend der Geschlechtsanlage durch einen Embryo vom Alter der Fig. 28 geführt ist, und in welcher der aufsteigende Theil des Keimstreifens mit $Kstr_1$, der absteigende mit $Kstr_2$ bezeichnet ist. Eine gute körperliche Vorstellung von dem complicirten Bau eines Embryos dieser Periode erhält man, wenn man zu dem eben erwähnten Querschnitt und zu dem medianen Längsschnitt (Fig. 28) nach den frontalen Längsschnitt (Fig. 40) durch dasselbe Stadium hinzunimmt. Den unteren Theil dieser letzteren Figur nimmt der Querschnitt durch die Scheitelplatte ein, welche durch die mediane Kopffurche in die beiden Scheitellappen getheilt ist; auf die Scheitelplatte folgt nach oben der Querschnitt durch den Kopftheil

des Keimstreifens, dessen Ränder, wie das auch bei den beiden andern Schnitten durch den Keimstreifen der Fall ist, seitlich in das Amnion übergehen. Von den beiden andern Keimstreifquerschnitten geht der obere durch den letzten Theil der Thorakalgegend, der untere durch den aus der Medianebene verdrängten abdominalen Abschnitt. Uebrigens trifft man in allerdings seltenen Fällen auch auf Embryonen dieses Alters, bei denen ausnahmsweise eine asymmetrische Lageverschiebung nicht stattgefunden hat. Nur wenn man das Glück hat, auf solche Eier zu stossen, kann man so vollständige Medianschnitte erwarten, wie ich sie in den Figuren 28 und 29 wiedergegeben habe.

Mit dem allmählichen Auswachsen des Keimstreifens erhalten auch die Embryonalhüllen ihre definitive Ausbildung. In gleicher Weise, wie die seröse Seite des Blastoderms durch die weitgehende Lageveränderung der Scheitelplatte im Laufe der Zeit zu einer dünnen Haut, der Serosa, ausgezogen wird, wird auch das Amnion durch das Längenwachsthum des Keimcylinders dünner und dünner, indem seine Zellen, die sich zu vermehren aufgehört haben, flacher und flacher werden.

Wenn wir in der Fig. 27 die Embryonalhüllen mit der Anlage des Embryos vergleichen, dem sie als Schutz dienen, so fällt uns auf, dass sie denselben nicht in seiner ganzen Ausdehnung umhüllen, sondern die Scheitelplatte vollständig frei lassen. — Wie wir gesehen haben, gehen die in Fig. 27 zur Ausbildung gekommenen Embryonalhüllen direct aus der Metamorphose von Embryonaltheilen hervor, die noch bei den Myriapoden unmittelbar zum Aufbau des Embryos verwandt werden. Das Blastoderm, das sich bei den Insecten zum grössten Theil zur Serosa umbildet, nimmt bei den Tausendfüsslern noch in seiner Gesammtheit Theil am Aufbau der Körperwand. Jene auffallende Invagination, welche wir bei *Aphis* und andern Insecten zur Bildung des Amnions hinführen sehen, finden wir gleichfalls bei den Myriapoden bereits in der Anlage vor. Auch bei ihnen erfährt nach den Untersuchungen Metschnikoff's (37, 38) der Keimstreif in Folge starken Längenwachsthums eine Krümmung, die zu seiner schliesslichen Einstülpung führt, welche in ihrer ganzen Form dem inneren Keimstreifen der Insecten ausserordentlich gleicht. Während nun aber bei den Myriapoden die ganze Invagination Keimstreif bleibt und daher auch in ihrer ganzen Ausdehnung Extremitäten entwickelt, ist bei unseren Insecten mit innerem Keimstreifen in Folge des Wegfalls der hintern Leibessegmente nur die eine Hälfte Keimstreif geblieben; die andere Seite hat aber eine ähnliche Umwandlung wie das Blastoderm erfahren und ist zum Amnion geworden.

Demnach sind die Embryonalhüllen von *Aphis* (wie später gezeigt werden wird, gilt dasselbe auch von den übrigen Insecten), soweit wir sie in der Fig. 27 angelegt finden, in der Anlage bereits bei den Vorfahren vorhanden; sie sind demnach altererbte Bildungen, die sich bei den Insecten nur in besonderer Weise metamorphorisirt haben. Ich bezeichne daher diese Theile der Embryonalhüllen als die primären zum Unterschied einer weiteren, jetzt auftretenden secundären Embryonalhülle, welche zur Einschliessung der Scheitelplatte dient und nicht ererbt, sondern als eine erworbene Bildung aufzufassen ist.

Diese secundär auftretende Embryonalhülle, die ganz passend als Kopfserosa bezeichnet werden kann, entsteht nun bei *Aphis* dadurch, dass sich an der Uebergangsstelle der Serosa in die Ränder der Scheitelplatte (Fig. 55 *a*) und in das Amnion (dies. Fig. *b*) eine Hautfalte bildet. Diese ist zwar an ihrem Grunde doppelwandig, wächst aber nicht in derselben Weise weiter, sondern die freien Ränder derselben ziehen sich zu einer einfachen Lamelle aus, die als einschichtige Zellhaut weiter wuchert, bis am untern Eipol (Fig. 28—31, Fig. 40, 41), eine Verwachsung der hier zusammentreffenden Ränder eintritt. So erhält die Embryonalhülle die Gestalt, wie wir sie in den eben angeführten Figuren vorfinden.

Im Gegensatz zu dieser Schilderung giebt Witlaczil an, dass der Kopftheil des Embryos von einer doppelten Hülle umgeben werde. Obwohl nun ein solches Verhältniss die Uebereinstimmung mit den Embryonalhüllen anderer Insecten noch deutlicher hervorheben würde, als es so schon der Fall ist, muss ich doch leider erklären, dass seine Darstellung auf einem übrigens verzeihlichen Irrthum beruht, zu dem er durch das ausschliessliche Studium ganzer Embryonen nur zu leicht geführt werden konnte. Diese vermeintliche doppelte Kopfhülle entsteht nach ihm ebenso wie meine einfache aus der in Fig. 55 gezeichneten Falte. Diese Falte soll nun aber doppelwandig weiter wachsen und, sich am untern Eipol begegnend, in der Weise zur vollständigen Verwachsung kommen, wie es das Schema Fig. 56 darstellt. Hierdurch ist dann der Kopftheil des Embryo von zwei Hüllen, einem innern Amnion und der äussern Serosa, umgeben. Es wäre somit zu einer vollkommenen Trennung zwischen Serosa und Amnion gekommen, wie das sonst nur bei Insecten mit äusseren Keimstreifen der Fall ist. Wie ich jedoch mit Zuhülfenahme von Schnitten darthun konnte, entspricht eine derartige Darstellung der Wirklichkeit nicht, vielmehr

bleiben Amnion und Serosa stets mit einander in Zusammenhang und wird der Kopf des Embryos nur von einer einfachen Haut, der Kopfserosa, umgeben.

III. Vergleichende Betrachtungen.

1. Ueber die Gastrula der Insecten.

Bevor ich zu dem histiogenetischen Theil dieser Abhandlung übergehe, muss ich nothwendiger Weise kurz die Stellung erörtern, welche die Aphidenentwicklung zur Entwicklung anderer Insecten einnimmt.

Es sind uns in der Insectenentwicklung zwei verschiedene Stadien bekannt, die beide mit demselben Recht als Gastrula bezeichnet werden müssen.

Das erste Stadium, das ich kurz als Gastrula I bezeichne, fällt schon in eine sehr frühe Zeit, in die Zeit der Blastodermbildung und ist uns bisher in zwei Hauptvarianten bekannt geworden. Die eine derselben ist zuerst von Bobretzky (5) für die Schmetterlinge beschrieben worden. Ein Theil der Derivate des Furchungskernes sammt einem zarten sie umgebenden Plasmahof rückt an die Peripherie des Eies, um das Blastoderm (Ectoderm) zu bilden, während der andere Theil im Dotter zurückbleibt und das Entoderm darstellt. Die andere Modification dieser Gastrula I ist von Korotneff (20) bei *Gryllotalpa*, von Patten (44) bei Phryganiden beobachtet worden [1]). Hier rücken sämmtliche Furchungsderivate zur Blastodermbildung an die Oberfläche des Eies, und erst nachträglich lösen sich vom Blastoderm an beliebigen Stellen amöboide Zellen ab, die in den Dotter zurückwandern und das Entoderm liefern. Korotneff bezeichnet diese Gastrula sehr treffend als „diffuse Gastrula". Zwar vermissen wir an diesen beiden Modificationen der Gastrula I eine als Blastoporus aufzufassende Oeffnung, doch hindert uns dieser Umstand um so weniger an der Auffassung dieses Entwicklungszustandes als Gastrula, als von zahlreichen Insecten bekannt ist, dass die beiden so entstandenen Keimblätter sich wirklich als Ectoderm und Entoderm verhalten. Das äussere Blatt liefert Epidermis, Nervensystem und Sinnesorgane, die im Dotter enthaltenen Zellen bilden Darmepithel, Blut und Fettkörper, wenigstens bei einer grossen Anzahl der Insecten.

Das andre als Gastrula in Anspruch genommene Stadium, unsere Gastrula II, fällt in eine viel spätere Zeit. Wenn bereits das ganze

1) Nach Voeltzkow (54) ist dasselbe auch bei den Musciden der Fall.

Ei vom Blastoderm umschlossen ist, fangen die an der künftigen Ventralseite gelegenen Zellen an, zu hohen Säulenzellen auszuwachsen, in Folge dessen sich an dieser Stelle eine Verdickung bildet, welche als Bauchplatte bezeichnet wird. Die medianen Theile dieser Platte senken sich nunmehr in den Dotter ein und bilden so eine langgestreckte Rinne, die Keimfurche oder Mesodermrinne. Die gegenüberliegenden Ränder derselben, die anfangs ziemlich weit von einander entfernt liegen, nähern sich, von hinten nach vorn fortschreitend, einander allmählich, bis sie schliesslich zusammenstossen und mit einander verwachsen. Dadurch wird der invaginirte Theil der Bauchplatte zu einem geschlossenen Rohre abgeschnürt, dessen Wandungen nicht nur das Mesoderm, sondern nach KOWALEVSKY (27) und Anderen auch Entoderm liefern. Die Keimfurche stellt daher den Blastoporus der Gastrula vor.

Diese beiden sowohl der Zeit als auch der Form nach grundverschiedenen Gastrulaformen vertheilen sich nun nicht etwa in der Weise auf die verschiedenen Insectentypen, dass der einen Gruppe die Gastrula I, der andern die Gastrula II zukommt, sondern zu unserem grössten Kummer finden sich beide Arten der Gastrulation in der Entwicklung jedes einzelnen der bisher genauer untersuchten Insecten. Sie finden sich in der Einzelentwicklung jedes Insects in der Reihenfolge, dass zuerst die Gastrula I abläuft und dann der Embryo in jene Phase tritt, welche ich als Gastrula II bezeichnete.

Der Antheil jedoch, den die aus den beiden verschiedenen Gastrulationsprocessen hervorgehenden Keimblätter am Aufbau der Gewebe nehmen, ist nach den Angaben der Forscher bei den verschiedenen Insecten etwas verschieden. Bei den einen (*Hydrophilus*, Musciden) betheiligen sich die aus der Gastrula I hervorgehenden Entodermzellen (Dotterzellen) nicht weiter am Aufbau des Embryos — was ich jedoch nicht als erwiesen ansehen kann —, sondern Mesoderm und Entoderm werden von der Invagination der Gastrula II geliefert. Bei anderen Insecten dagegen (Lepidopteren, Phryganiden, Aphiden) liefern die aus der Gastrula I hervorgehenden Entodermzellen das gesammte Bindegewebe (Fettkörper), das Blut sowie vor allen Dingen das Epithel des Mitteldarms. Die Invagination der Gastrula II dagegen liefert bei diesen Insecten nur das eigentliche in die Bildung des Muskelgewebes und des Peritoneums übergehende Mesoderm.

Es liegt aber auf der Hand, dass in der Existenz dieser zwei verschiedenen Gastrulae in der Entwicklung ein und desselben Thieres ein Widerspruch liegt, wie er grösser gar nicht gedacht werden kann.

Es widerstreitet unserer gesammten embryologischen Erfahrung sowie dem Begriff „Entwicklung“ selbst, dass diese Entwicklungsphase, welche wir Gastrula nennen, zweimal in derselben Einzelentwicklung wiederkehrt. Um diesen Gegensatz aus der Welt zu schaffen, hat man versucht, die eine oder die andere dieser Gastrulae hinweg zu disputiren, indem man der einen oder der anderen die Berechtigung, als Gastrula aufgefasst zu werden, absprach. Es haben sich jedoch im Laufe der letzten Jahre für die Berechtigung beider so viele schwerwiegende Beweise aufgehäuft, dass man schon gezwungen ist, andere Wege aufzusuchen, um sich aus diesem Dilemma zu retten.

Meiner Meinung nach liegt nun der einzige Ausweg darin, dass man, wie es schon von Weismann geschehen ist, die beiderlei Gastrulae lediglich als verschiedene Phasen eines und desselben Gastrulationsprocesses auffasst, die ursprünglich zeitlich verbunden, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung so sehr auseinander gerückt sind, dass bei allen bisher untersuchten Insecten ihre Zusammengehörigkeit unkenntlich geworden ist und man dieselbe nur noch durch Vergleiche feststellen kann.

Dass diese Ansicht richtig ist, beweist die Entwicklung von *Aphis*, eines Thieres, das manche von den Vorfahren ererbte Charactere getreuer bewahrt hat als andere Insecten. Bei *Aphis* stehen die beiden erwähnten Phasen noch in unmittelbarem Zusammenhang, dessen Erkenntniss jedoch durch das Vorhandensein eines secundären Dotters bis zu einem gewissen Grade erschwert wird.

Bei *Aphis* finden wir noch eine ganz typische Gastrula. Die Derivate des Furchungskernes begeben sich sämmtlich an die Oberfläche zur Bildung eines Blastoderms, welches nur am untern Eipol eine rundliche Stelle frei lässt, welche zum Blastoporus wird. Am Rande des letzteren vermehren sich die Blastodermzellen sehr lebhaft; ein Theil derselben löst sich los und wandert in Form amöboider Zellen in das Innere des Eies, um das Entoderm zu bilden.

Nach demselben Vorgange bei anderen Thieren urtheilend, sollte man nun erwarten, dass sich, nachdem das Entoderm gebildet ist, der Blastoporus in einer Längsnaht schliesst und an seiner Stelle einen kurzen, scheibenartigen Keimstreifen entstehen lässt.

Dass das in der That der Fall wäre, wenn nicht der secundäre Dotter die Bildung eines Keimstreifens vom gewöhnlichen Habitus hinderte, beweisen einige abnorme Fälle, wie sie durch die Figuren 10, 11 und 12 illustrirt sind. — Wie zu erwarten, ist die Anheftung des

basalen Eipols an das Follikelepithel mancherlei Zufälligkeiten unterworfen. Daher trifft ein aufmerksamer Beobachter immer auf verhältnissmässig zahlreiche Embryonen, denen es nicht geglückt ist, diese Anheftung zu erreichen. Da in solche Eier natürlich von aussen her kein secundärer Dotter gelangen kann, so hat sich in Folge dessen hier der Blastoporus (Fig. 10, 11) schon zu einer sehr frühen Zeit, d. h. unmittelbar nach der Entodermbildung, geschlossen. Ueber demselben aber hat sich aus den verwachsenen Lippen des Blastoporus ein kurzer, gedrungener Keimstreif in Form eines Hügels („Keimhügel") gebildet, der die im Ei vorhandenen Entodermzellen (*En*) vor sich her schiebt. Fig. 12 bietet uns deswegen ein anderes Bild, weil die Entodermzellen hier unter dem Druck des anwachsenden Keimstreifens ihre amöboide Gestalt aufgegeben und eine polyëdrische Form angenommen haben. Dieser kurze Keimstreif ist nun eine Bildung, die sich in nichts unterscheidet von dem kurzen Keimstreif von *Corixa* (Metschnikoff Taf. XVI, Fig. 3—6), *Lipeura* (Fig. 57), *Calopteryx* (Fig. 59) etc., nur dass bei diesen und auch bei den Myriapoden Beziehungen zu einem Blastoporus noch nicht nachgewiesen sind.

Der secundäre Dotter ist nun eine Bildung, die ausser den Aphiden nur noch ihren allernächsten Verwandten, den Cocciden und Psylliden, zukommt, bei andern Insecten sowie bei sämmtlichen übrigen Arthropoden aber völlig vermisst wird. Es kann daher wohl als feststehend angesehen werden, dass die Aphiden diesen eigenthümlichen Dotter in Anpassung an ihre eigenthümlichen Fortpflanzungungsverhältnisse selbständig erworben und nicht von etwaigen Vorfahren ererbt haben.

Da demnach die Vorfahren unserer heutigen Aphiden einer solchen Dotterzufuhr entbehrten, muss bei ihnen die Entwicklung einen ähnlichen Gang genommen haben, wie das in den eben erläuterten Fällen der Fall war. Berücksichtigen müssen wir nur noch, dass sie jedenfalls nicht vivipar waren und ihre Entwicklung daher erst begannen, nachdem die Eier vollkommen ausgereift und ausgewachsen waren. Nach dem Gesagten können wir uns auf Grund des Entwicklungsganges unserer heutigen Aphiden mit Zuhülfenahme jener als eine Art Rückschlag aufzufassenden abnormen Fälle recht wohl auf die Entwicklung jener hypothetischen Stammformen zurückschliessen.

Auch bei ihnen rückten die Derivate des Furchungskernes an die Eioberfläche, um das Blastoderm zu bilden; auch hier liessen sie, wie das noch bei unseren heutigen Aphiden der Fall ist, den untern Eipol frei, welche Oeffnung dann zum Blastoporus wurde. Am Rande des

letzteren lösten sich amöboide Zellen ab, welche als Entodermzellen aufwärts wanderten und sich (Fig. 54*a*) dem dunklen Nahrungsdotter einlagerten. Nach der Production der Entodermzellen schloss sich der Blastoporus, vermuthlich in einer Naht, wie wir das von so vielen Thieren kennen, und in der ganzen Ausdehnung des ehemaligen Blastoporus bildete sich über demselben ein kurzer Keimstreif. So ergiebt sich ein Bild (Fig. 54*b*), das genau der Figur 10 gleicht, nur dass der ganze Umfang des Eies im Verhältniss zum Keimstreifen bedeutend grösser ist, als das natürlich in den Figuren 10—12 der Fall sein kann.

Die anfangs auffallend kurze Ausdehnung der jungen Anlage des Keimstreifens ist eine für die Arthropoden höchst characteristische Erscheinung. Besonders auffallend ist das bei den Myriapoden, bei Thieren also, die sich später durch eine ganz ausserordentliche Körperlänge auszeichnen. Auch bei den Insecten, besonders bei den Innenkeimern, macht sich dies Verhältniss in auffallendem Grade bemerkbar. Ich verweise nur auf die bereits angeführten Zeichnungen Metschnikoff's von *Corixa*, sowie auf die von mir in den Figuren 57, 58 im Schema wiedergegebenen Bilder Brandt's und Melnikow's von *Calopteryx* und *Lipeura*. In allen diesen Fällen tritt nun, wenn der Keimstreif in die Länge zu wachsen beginnt, eine Erscheinung ein, die man im Allgemeinen als Bauchkrümmung bezeichnen kann; der Keimstreif krümmt sich in Folge des Längenwachsthums etwas nach innen, bleibt nun aber bei den Myriapoden und unsern Insecten hierbei nicht stehen, sondern stülpt sich tief in den Dotter ein und bringt auf diese Weise bei den Insecten den sogenannten inneren Keimstreifen hervor, der sich in seiner Entstehung in keiner Weise von dem der Tausendfüssler unterscheidet.

Nicht anders kann der kurze Keimstreif der Figur 10, nicht anders der der hypothetischen Stammform der Aphiden (Fig. 54*b*) sein Längenwachsthum bewerkstelligt haben. Er stülpte sich, wie es die schematische Fig. 54*c* erläutert, in den Dotter ein und wuchs dann zu einem ebenso complicirten Gebilde aus, wie es die heutigen Aphiden zeigen. Da sich nach den Figuren 10, 11, 54*b* die erste kurze Anlage des Keimstreifen über der Stelle zeigte, wo das Prostoma zum Verschlusse kam, so muss mit dem Auswachsen des Keimstreifens auch das anfangs kurze, von Götte so benannte Prostomialfeld in der gleichen Weise an Länge zugenommen haben. Die Schlussnaht des Prostomas, wenn sie noch so lange als Naht existirt, wird dadurch ebenfalls bis zur Länge des Keimstreifens ausgezogen, sodass sie ent-

weder unmittelbar zur Mesodermfurche werden kann, oder, falls sie schon zum Schwund gekommen, die Mesodermfurche sich doch an derselben bilden kann, die ehemals von der Prostomialnaht eingenommen war [1]).

Genau so verhalten sich nun, wie wir in den früheren Capiteln gesehen haben, unsere heutigen Aphiden auch noch, nur dass bei ihnen das Auftreten eines secundären Dotters einige im Grunde untergeordnete Veränderungen im Gefolge gehabt hat. Da vor oder während der Gastrulation die Anheftung des Eies und damit die Einwanderung des Dotters beginnt, kann es bei ihnen nicht sogleich zu einem vollständigen Schluss des Prostomas und folglich auch nicht zur Bildung eines regulären Keimstreifens kommen, wie ihn die Vorfahren zeigten und die übrigen Insecten (Fig. 57, 58) noch haben. Dieselbe Zellwucherung der Lippen des Blastoporus, die wir vorhin zu einem soliden Keimstreifen führen sahen, kann bei unsern heutigen Aphiden nur einen durchbohrten Keimstreifen (Fig. 52 *a*, Fig. 14), einen cylindrischen Wulst zu Tage bringen, dessen Lumen von dem einwandernden Dotter ausgefüllt ist. Niemand wird bezweifeln, dass dieser durchbohrte Keimstreif vollkommen homolog jenem soliden (Fig. 10, Fig. 54 *b*) ist. Auch er ist (Fig. 14, Fig. 52 *a*) über dem ehemaligen Blastoporus entstanden, hat aber nur einen Theil desselben zum Verschluss gebracht und eine runde Oeffnung für den Dotter offen gelassen.

Bei den Myriapoden, den endoplastischen Insecten und Aphidenvorfahren sahen wir das Längenwachsthum des soliden Keimstreifens dadurch ermöglicht, dass sich der letztere wie ein Handschuhfinger in den Dotter einstülpt. Analog spielt sich der Vorgang an dem durchbohrten Keimstreifen der heutigen Aphiden ab; nur dass hier die Invagination keine geschlossene ist. Der Ringwulst der Fig. 52 *a* wächst zu dem Cylinder der Fig. 52 *b* aus, der an seiner oberen Spitze als Oeffnung den emporgehobenen Rest des Prostoma trägt. Das ehemals kurze Prostomialfeld hat die Länge erreicht, welche die punktirte Linie angiebt, und nimmt mit dem weiteren Auswachsen des Keimstreifens noch fortwährend in demselben Maasse an Länge zu. In gleichem Maasse ist natürlich auch die anfangs kurze hypothetische Prostomialnaht ausgewachsen, auch sie ist stets von derselben Länge wie der ganze Keimstreif. Anfangs muss sie sich natürlich in ihrer Mitte, d. h. an der Spitze des Keimcylinders, zu der runden Oeffnung

1) Auf die Umwandlung gewisser Theile des Keimstreifens in das Amnion komme ich im nächsten Capitel.

des Prostomarestes erweitern, bis auch hier der Schluss eintritt. Da nun aber bei unsern Aphiden gleich wie bei andern Insecten die ganze eine Hälfte des invagirten Keimstreifens, wie im nächsten Capitel ausgeführt werden soll, sich zum Amnion umbildet, so kann natürlich nur die andere Seite ihren Character als Keimstreif bewahren und ebenso auch nur die eine Hälfte der Prostomialnaht wirklich zur Mesodermfurche werden.

So ergiebt denn die Entwicklung der viviparen Aphiden, dass diese Thiere trotz der vielen Eigenthümlichkeiten, welche sie sich in Anpassung an ihre besonderen Fortpflanzungsverhältnisse neu erworben haben, dennoch den Entwicklungsgang der Vorfahren reiner bewahrt haben, als andere uns bisher in ihrer Entwicklung bekannt gewordenen Insecten. Bei ihnen kommt noch eine typische Gastrula vor; über dem Blastoporus derselben bildet sich der Keimstreif; an der Stelle, an der die Prostomialnaht zu suchen ist, entsteht die Mesodermfurche. Die Ränder des Blastoporus geben damit sowohl dem Entoderm als auch dem Mesoderm ihre Entstehung. Bei *Aphis* stehen daher die im Anfange dieses Capitels als Gastrula I und Gastrula II unterschiedenen Stadien noch in unmittelbarstem Zusammenhang und documentiren sich daher lediglich als verschiedene Phasen ein und desselben Vorganges. Bei den übrigen Insecten sind diese beiden Phasen des Gastrulationsprocesses so weit auseinandergezogen, dass ihre Zusammengehörigkeit nur noch auf vergleichendem Wege erkannt werden kann. Die richtige Erkenntniss der letzteren wird in den meisten Fällen noch dadurch erschwert, dass sich meist die als Gastrula I bezeichnete Phase stark verwischt erweist.

2. Ueber den Ursprung der Embryonalhüllen bei den Insecten.

Die Embryonalhüllen der Insecten, die ausser dieser Classe in derselben Form nur noch den höchsten Wirbelthieren zukommen, sind so auffallende Bildungen, dass sich Jedem, der sich mit der Entwicklung der Hexapoden beschäftigt, nothwendig die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung derselben aufdrängen muss. Da bei den Insecten allein diese Frage nicht zu lösen war, musste sich natürlich die Aufmerksamkeit der Forscher auch auf andere Tracheaten richten.

So erfahren wir durch Metschnikoff (40), dass sich beim Scorpion während der Bildung des Blastoderms eine zellige Hülle um den Embryo entwickelt, über deren Entstehung nur vermuthungsweise ge-

äussert wird, dass ihre Elemente von Zellen des Entoderms herrühren. Auch von *Polyxenus lagurus* giebt derselbe Autor (38) an, dass sich äusserlich vom Keimstreifen amöboide Zellen loslösen, von denen er aber ein etwaiges Aneinanderlegen zur Bildung einer einfachen Embryonalhülle nicht beschreibt. Sodann schildert Kennel (25) in seiner interessanten Arbeit über *Peripatus* bei diesem Thier eine Embryonalhülle, die auffallend der vom Scorpion beschriebenen gleicht. Es lösen sich hier schon in einem sehr frühen Stadium einzelne Zellen vom Keim ab, die sich zu einer einschichtigen, den Embryo umhüllenden Zellhaut aneinanderlegen, die der Verfasser als „Amnion" bezeichnet. Ferner kommen bei den Araneinen, Acarinen und Myriapoden noch Embryonalhüllen in Gestalt von cuticularen Membranen vor, die als Abscheidungsproduct des Blastoderms aufzufassen sind.

Obwohl nun offenbar diese einfachen Hüllen in physiologischer Beziehung dieselben Dienste thun wie die complicirten Bildungen der Insecten, so ist es doch jedem Unbefangenen von vorne herein ersichtlich, dass es sich hier um morphologisch ganz heterogene Bildungen handelt. Auf der einen Seite ganz einfache Cuticularbildungen und Abspaltungen von Zellen, auf der anderen die complicirtesten Faltenbildungen.

Da nun eine so complicirte Bildung, wie sie bei den Insecten den Embryonalhüllen den Ursprung giebt, unmöglich mit einem Male als Neubildung bei den Hexapoden in die Erscheinung getreten sein kann, man aber bei anderen Tracheaten nichts dem Aehnliches fand, worauf sie zurückzuführen gewesen wäre, bemühte man sich verschiedentlich trotz der geringen Aussichten auf Erfolg, die Embryonalhüllen der Insecten auf die einfachen Hüllenbildungen bei Arachnoiden und Myriapoden zurückzuführen. So noch neuerdings in ganz ausführlicher Weise Kennel, der all die verschiedenen Hüllbildungen der Tracheaten als homologe Dinge hinzustellen sucht. Wer jedoch seiner Darstellung mit Aufmerksamkeit folgt, kann sich des Gefühls einer gewissen Geschraubtheit seiner Ausführungen nicht erwehren. Immerhin wollte er, wie er selbst sagt, auch nur einen Versuch zur Lösung dieser Frage machen, einen Versuch dessen Resultate von recht zweifelhafter Natur sind und die er auch wohl selbst nur als einen Nothbehelf angesehen wissen will. Vielleicht hätte er selbst gewünscht, die Embryonalhüllen der Insecten in ungezwungenerer Weise abzuleiten, wenn ihm nur die Entwicklung von *Peripatus* Anhaltspunkte dafür geboten hätte.

Kennel hat ganz recht, wenn er die Hauptschwierigkeit der Ableitung der Embryonalhüllen der Insecten in ihrer Entstehung durch Faltenbildung erblickt, und wenn er an der Hand der Entwick-

lung der Ephemeriden und Hemipteren versucht, sie auf eine Einstülpung des Keimes zurückzuführen. Wir müssen uns nur genau klar werden, was sich hierbei einstülpt. KENNEL begeht aber von vorne herein einen Fehler, wenn er mit Bezug auf die eben erwähnten Insecten sagt, dass sich die Embryonalanlage einseitig, mit dem Hinterende voran einstülpt und dadurch einen Theil des vorhin schon fertigen Blastoderms mit sich hineinzieht, der zum Amnion wird, weswegen eben das Amnion nur einen Theil der Serosa darstellen würde. Damit trägt aber der Verfasser einen Sinn in die Darstellungen BRANDT's (6) und METSCHNIKOFF's (37) hinein, der diesen von Hause aus nicht innewohnt und der sich weder mit ihren Zeichnungen, noch mit dem wirklichen Thatbestand verträgt. Die Einstülpung besteht nicht aus Keimstreif und einem mit hineingezogenen Theil des Blastoderms, sondern das, was sich einstülpt, gehört alles zum Keimstreif.

Halten wir uns zunächst an die Insecten mit sogenanntem inneren Keimstreifen, also an Libellen und Hemipteren. Bei ihnen schildern alle Autoren den Vorgang der Invagination folgendermaassen: Es macht sich zunächst am untern Eipol oder in der Nähe desselben eine Verdickung des Blastoderms bemerkbar, deren oberer Abschnitt (*Sp* in Fig. 57, 59) zur Scheitelplatte wird, während der untere Theil den Keimstreifen darstellt (*Kstr*), der aber zu jener Zeit, aus der diese Untersuchungen stammen, gewöhnlich als Keimhügel bezeichnet wurde. Dieser Keimhügel wölbt sich gegen den Dotter zu vor und gleicht dann einer napfartigen Einstülpung, die mehr und mehr auswächst und zu den bekannten Bildern führt. Dass es sich hierbei nur um eine Einstülpung der Keimstreifens handelt und der Vorgang nie so aufgefasst werden kann, wie es von KENNEL geschieht, geht noch besonders aus den Worten BRANDT's hervor (l. c. p. 14): „Der Keimhügel sondert sich bald in den eigentlichen Keim und das sogenannte Deckblatt" (Amnion). Ebenso sagt MELNIKOW (36), p. 162 seiner Arbeit, dass der sich einstülpende Keim (bei *Lipeura*) aus zwei Segmenten besteht, von denen aber das hintere sich bald in eine einzellige Schicht (unser Amnion) umwandelt, während das vordere zum Keimstreifen wird. Von einem Mithineinziehen eines Theils des Blastoderms (Serosa) ist nirgends die Rede. Auch die Zeichnungen, die uns METSCHNIKOFF, MELNIKOW und BRANDT von diesen Vorgängen geliefert, zeigen, dass KENNEL unrichtig interpretirt. So zeigen die Figuren 3—5 von *Corixa* (METSCHNIKOFF Taf. XXVI), dass die Spitze der auftretenden Invagination genau in der Mitte des Keimstreifens liegt und nicht am

Hinterende desselben, wie es nach KENNEL's Auffassung der Fall sein müsste. Dasselbe zeigen die Zeichnungen von *Lipeura* (MELNIKOFF Fig. 26, meine Fig. 57) und *Calopteryx* (BRANDT, Fig. 4, meine Fig. 59). Wenn das Amnion nur ein mit hineingezogener Theil des Blastoderms wäre, so müsste es von Hause aus ungefähr die Dicke des letzteren haben; dem gegenüber aber sehen wir überall, dass in den ersten Stadien der Invagination das Amnion auffallend stärker als das benachbarte Blastoderm ist und in dieser Beziehung vielmehr dem Keimstreifen gleicht. Auffallend ist seine ursprüngliche Dicke besonders bei *Corixa* (METSCHNIKOFF, Taf. XXVI, Fig. 7) und *Aphis*. Alle diese Thatsachen beweisen nur, dass lediglich der Keimstreif an der Invagination betheiligt ist, und dass das Amnion als ein rückgebildeter oder metamorphosirter Theil des Keimstreifens aufzufassen ist.

Die Ursachen dieser Einstülpung sind sehr einfache; sie liegen in dem Längenwachsthum eines anfangs sehr kurzen Keimstreifens. Wenn dieser an Länge zunehmen soll, so muss er sich krümmen, und da ihm nach aussen hin das Chorion hindert, so ist er genöthigt, sich in den Dotter einzustülpen.

Ebenso einfach löst sich auch die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung des Amnions. Wir müssen hierbei jedoch von physiologischen Beziehungen völlig absehen und uns ausschliesslich an die morphologischen Verhältnisse halten. Fragen wir uns demnach, wo sonst noch bei Verwandten oder Vorfahren der Insecten eine derartige Einstülpung des Keimstreifens vorkommt, so brauche ich nur darauf hinzuweisen, dass das bei den Myriapoden der Fall ist. Wie die Arbeiten METSCHNIKOFF's (38, 39) ergeben haben, ist auch bei ihnen die erste Anlage des Keimstreifens im Vergleich zu seiner künftigen Länge ausserordentlich kurz and verhält sich bei seinem Auswachsen genau so, wie es von Insecten mit innerem Keimstreifen geschildert wird. Der kurze Keimstreif krümmt sich zunächst und senkt sich ein wenig in den Dotter ein; diese anfangs flache, napfartige Einstülpung wächst immer mehr aus, bis schliesslich eine tiefe Invagination entsteht, die genau dem uns von den Insecten bekannten Bilde gleicht. Bei den Myriapoden aber, bei denen es überhaupt nicht zur Bildung von Embryonalhüllen kommt, die denen der Insecten als Homologa an die Seite gestellt werden könnten, bewahrt der ganze eingestülpte Keimstreif in seiner ganzen Ausdehnung seinen Character als Keimstreif; bei ihnen entwickelt noch der ganze Keimstreif Extremitätenanhänge und geht demnach in seiner ganzen Länge in die Bildung des Embryos ein. Bei den Insecten dagegen bewahrt nur der aufsteigende

Theil des Keimstreifens seinen Character als Keimstreif; der absteigende Abschnitt desselben erfährt eine Rückbildung und wird zur Bildung einer inneren Embryonalhülle, des Amnions, verwandt. Diese Rückbildung eines grossen Theils des Keimstreifens ist gleichzeitig vielleicht geeignet um eine Erklärung für die so bedeutend geringere Segmentzahl bei den Hexapoden zu geben.

Einfachere Verhältnisse bietet die Serosa. Sie geht, wie ohne Weiteres ersichtlich, aus der directen Umwandlung des grössten Theiles des Blastoderms, also aus einem wesentlichen Theil des Embryos, hervor, den wir bei den Myriapoden natürlich ebenfalls bereits vorfinden, der hier aber noch direct am Aufbau des Embryos sich betheiligt.

Demnach ist das kurze Resultat dieser Betrachtung, dass bei den mit einem inneren Keimstreifen versehenen Insecten die Embryonalhüllen aus der directen Umwandlung von Embryonaltheilen hervorgehen, die bei den Vorfahren bereits in der Anlage vorhanden waren, bei diesen aber noch sich activ am Aufbau des Embryos betheiligten. Die Einstülpung des Keimstreifens aber ist nicht als eine besondere zur Hervorbringung der Embryonalhüllen hinführende Bildung aufzufassen, sondern ist auf eine Bauchkrümmung des Keimstreifens in Folge starken Längenwachsthums zurückzuführen, auf einen Vorgang also, der in demselben Grade bereits den Myriapoden zukommt, ohne dass er bei diesen zur Bildung von embryonalen Hüllen dient.

Bekanntlich weisen die Embryonalhüllen der Insecten hinsichtlich ihres Verhältnisses zu dem von ihnen umgebenen Embryo in den verschiedenen Gruppen recht erhebliche Unterschiede auf. Nichtsdestoweniger hat man es schon seit lange verstanden, die einzelnen Variationen, wenn auch nicht immer in der richtigen Weise, auf einander zurückzuführen. Es erhebt sich nun für uns die Frage, welche Form der Embryonalhüllen als die älteste und ursprünglichste anzusehen ist. Sicherlich ist es diejenige, welche sich am engsten an die bei den Myriapoden vorgefundenen Verhältnisse anschliesst.

Die Zeichnungen Metschnikoff's von der Myriapodenentwicklung zeigen, dass lediglich der Keimstreif sich einstülpt, dass dagegen die in die Bildung des Hirns eingehende Scheitelplatte äusserlich liegen bleibt. Die ursprünglichste Form der Embryonalhüllen bei den Insecten wäre daher diejenige, welche, ohne dass secundäre Bildungen hinzutreten, einfach aus der Umwandlung des Blastoderms (mit Ausschluss der Scheitelplatte) und der absteigenden Hälfte des Keimstreifens hervorgeht. Die Scheitelplatte bliebe hier stets unbedeckt, und die Embryonalhüllen verharrten auf einem Stadium, wie es meine Figur 27

von *Aphis* zeigt. Allein wir kennen bis jetzt kein Insect, bei dem die Embryonalhüllen diesen primitiven Zustand bewahrten; bei allen uns bisher bekannt gewordenen Hexapoden treten zu diesen primären Embryonalhüllen secundäre Bildungen hinzu, die zu einer mehr oder minder vollständigen Umhüllung auch der Scheitelplatte führen.

Unsere *Aphis* schliesst sich dadurch noch am nächsten an die Myriapoden an, dass auch bei ihr nur der Keimstreif sich einstülpt, während die Scheitelplatte stets ihre oberflächliche Lage bewahrt und auch später nicht mit in die Einstülpung hineingezogen wird. Hier macht sich jedoch bereits eine secundäre Bildung bemerkbar, welche zur Umhüllung der Scheitelplatte führt und darin besteht, dass (Fig. 55) an der Uebergangszelle von Serosa und Amnion einerseits und Serosa und Scheitelplatte andrerseits sich eine Falte erhebt, die als einfache Lamelle weiter wächst und sich am untern Eipol begegnet und verwächst (Fig. 28—31, 40). Diese Kopfserosa ist demnach als eine secundäre Neubildung aufzufassen.

In einer ebenfalls noch sehr ursprünglichen Form finden sich die Embryonalhüllen bei den parasitischen Hemipteren. Auch bei ihnen stülpt sich nur der Keimstreif ein, während die Scheitelplatte zunächst ihre äussere Lage bewahrt und so lange unbedeckt erscheint. Bevor jedoch noch das Amnion seine definitive Structur erhält, so sagt Melnikow p. 163, wird auch der Ueberrest des Schildes, d. h. die Scheitelplatte, mit in die Einstülpung hineingezogen, so dass dieselbe nunmehr als ein vorderer Abschnitt des Keimstreifens erscheint. Es spielt sich bei den Pediculinen und Mallophagen demnach der Process der Embryonalhüllenbildung in zwei wohl getrennten Phasen ab: zuerst stülpt sich nur der Keimstreif ein, und daran schliesst sich erst später ein secundärer Vorgang, das Hineinziehen der Scheitelplatte in die Einstülpung. Dieser letztere Vorgang ist sicherlich ebenso als selbständige Erwerbung anzusehen wie die Kopfserosa der Blattläuse. Sie bewirkt auch in diesem Falle, dass die Scheitelplatte bedeckt wird, und verursacht gleichzeitig (Fig. 58), dass die Uebergangsstellen von Serosa in Amnion und Serosa in Scheitelplatte ganz nahe aneinanderrücken, ohne jedoch zu verwachsen. Während bei *Aphis* die Kopfserosa eine einfache Haut darstellte, ist hier auch der Kopf von einer doppelten Hülle umgeben.

Vollkommener finden wir die Umhüllung des Embryos bereits bei *Hydrometra*, *Corixa* und *Calopteryx*. Ich halte mich nur an die letztere Form, da die beiden ersten sich nach Brandt (6) genau ebenso verhalten. Die beiden Phasen, die wir bereits bei den parasitischen

Hemipteren unterscheiden konnten, treten hier noch viel auffallender hervor. Auch hier stülpt sich zunächst nur der Keimstreif ein, während die Scheitelplatte wie bei den Myriapoden ihre äussere Lage bewahrt (Fig. 59 *a-c*). Erst viel später, nachdem bereits das Amnion seine definitive Structur angenommen hat, der Keimstreif zu seiner definitiven Länge ausgewachsen und sogar die Segmentirung eingetreten ist (Fig. 59 *a*), macht sich ein secundärer Vorgang bemerkbar, der auch hier darin besteht, dass die Scheitelplatte mit in die Einstülpung hineingezogen und so eine vollständige Umhüllung des Embryos erreicht wird. Auch hier treten über dem Kopf die Uebergangsstellen von Amnion und Serosa und Scheitelplatte mit einander in Berührung; während aber bei Pediculinen und Mallophagen die ursprüngliche Einstülpungsstelle erhalten blieb, verwachsen hier die Hüllen an der Berührungsstelle mit einander zu einem Strange, der gewissermaassen als Aufhängeband des Embryos dient (Brandt, l. c. Fig. 12).

Auch bei den Insecten mit sogenannten äusseren Keimstreifen lässt sich, wie schon Kennel versucht hat, die Bildung der Embryonalhüllen auf eine Einstülpung zurückzuführen. Doch auch hier betheiligt sich nur der Keimstreif an der Einstülpung und kann von einem Hineinziehen eines Theils der Serosa im Sinne Kennel's durchaus nicht die Rede sein; auch hier geht demnach das Amnion aus der Umwandlung eines Theils des Keimstreifens hervor. Zum Beweise brauche ich nur auf die bekannten Querschnitte Kowalevsky's und Heider's vom *Hydrophilus*-Ei zu verweisen, in denen das Amnion lange Zeit hindurch dieselbe Dicke und denselben Character wie der Keimstreif bewahrt und sich anfangs scharf gegen die zarte Serosa absetzt. Leider fehlt es bislang an Längsschnitten durch die betreffenden Stadien; den einzigen vorhandenen, der sich in meiner Fig. 61 copirt findet, verdanken wir Patten (44), der ihn einem Phryganidenembryo entnommen hat. Diese Figur beweist nun auf das Klarste die Zugehörigkeit der Amnionanlage zum Keimstreifen, was Patten noch besonders in folgenden Worten hervorhebt: „Man bemerkt, Taf. XXXVI B, Fig. 8, dass zur Zeit, wo die Faltenbildung beginnt, das innere Blatt derselben (Amnion) dieselbe Dicke wie die Bauchplatte selbst hat, und dass auch die Kerne dieselbe morphologische Lagerung einnehmen, während andrerseits das äussere Blatt (Serosa) sehr dünn ist und einfach eine Fortsetzung des Blastoderms darstellt. Diese Beziehungen sind noch in viel späteren Stadien (Fig. 9 und 10) wahrzunehmen, sogar dann noch, wenn die Hüllen bereits vollständig angelegt sind (Fig. 10). In Folge dieses Verhaltens liegt demnach die wahre Grenze der Bauchplatte nicht da, wo Amnion und Bauchplatte zusammenstossen,

sondern da, wo das Amnion sich in die Serosa fortsetzt.“ P. 571 sagt dann Patten weiter, dass er nach den Bildern Kowalevsky's annehmen möchte, dass auch bei *Hydrophilus* das Amnion ein Abkömmling der Bauchplatte ist, und dass dasselbe auch nach Bobretzky bei *Porthesia* der Fall ist, obwohl hier die Differenz zwischen Blastoderm und Amnion nicht so gut ausgeprägt ist wie bei *Hydrophilus*.

Trotzdem es nun nach diesen Ausführungen auch für die Insecten mit sogenanntem äusseren Keimstreifen als feststehend angesehen werden darf, dass ihr Amnion aus der directen Umwandlung gewisser Theile des Keimstreifens hervorgeht, erweist sich dennoch bei den wenigen bisher untersuchten Formen die ursprüngliche Form der Einstülpung stark verwischt. Bei den Libelluliden und der Mehrzahl der Hemipteren war noch die primäre Einstülpung des Keimstreifens durch einen grösseren Zeitraum deutlich von dem secundären Nachziehen der Scheitelplatte in die Einstülpung geschieden. Beide ursprünglich getrennten Vorgänge sind bei den Aussenkeimern in einen Vorgang zusammengezogen, Keimstreif und Scheitelplatte stülpen sich hier bereits gleichzeitig in den Dotter ein (Phryganiden). Ein wenig ursprünglichere Verhältnisse treffen wir allerdings noch bei *Hydrophilus*, indem hier der Kopftheil zuletzt in den Dotter einsinkt. Am stärksten verwischt erweist sich dagegen der ursprüngliche Charakter der Einstülpung bei den Bienen; bei ihnen ist der Process nicht bei der gleichzeitigen Einstülpung von Scheitelplatte und Keimstreif stehen geblieben, sondern es geht hier sogar nach Bütschli und Kowalevsky der Kopftheil voran.

Bei diesen Insecten mit einem äusseren Keimstreifen haben gleichzeitig die Embryonalhüllen ihren höchsten Grad der Ausbildung erreicht; bei ihnen allein kommt es zu einer völligen Trennung zwischen Amnion und Serosa.

Nachdem wir gesehen haben, dass die Insecten mit äusserem Keimstreifen ihre Embryonalhüllen in derselben Weise entstehen lassen, wie das bei den Binnenkeimern der Fall ist, können wir unsere obigen Resultate auf sämmtliche Insecten ausdehnen. Bei allen Insecten lässt sich der Process, der zur Bildung der Embryonalhüllen hinführt, auf die Bauchkrümmung des Keimstreifens bei den Myriapoden zurückführen. Die Embryonalhüllen der Insecten waren demnach bereits bei den Tausendfüsslern in der Anlage vorhanden. Wie die Serosa aus der Metamorphose eines grossen Theils des Blastoderms entsteht, so entsteht das Amnion aus einer Umwandlung von Theilen des Keimstreifens.

Nur die Pteromalinen nehmen unter allen Insecten eine Ausnahmestellung ein, die vielleicht ebenso wie ihre gesammte merkwürdige Entwicklung zum grossen Theil eine Folge ihrer parasitischen Lebensweise ist. Ihnen sind nämlich die Embryonalhüllen der übrigen Insecten abhanden gekommen und dafür sind neuerworbene, stellvertretende Bildungen aufgetreten. So findet Ayers (1) bei einer im Ei von *Oecanthus* vorkommenden *Teleas* keine Spur einer zelligen Embryonalhülle, dagegen findet sich in allen Stadien eine den Parasiten umgebende Masse von klarer, protoplasmatischer Substanz, welche durch die Gegenwart oder durch Secretion des Parasiten entstanden ist. Dem gegenüber findet Metschnikoff beim Embryo einer im Ei von *Gerris lacustris* vorkommenden *Teleas* eine einfache zellige Embryonalhülle, welche aber gleichfalls wegen ihrer ganz abweichenden Entstehung keinerlei Homologisirung mit den Embryonalhüllen andrer Insecten zulässt. Dasselbe gilt von der von Ganin geschilderten Embryonalhülle von *Platygaster*. Alle diese Bildungen haben mit den complicirten Hüllen der übrigen Insecten nur die physiologische Function gemein; ihre Entstehung aber, die allein für den morphologischen Vergleich ausschlaggebend ist, ist eine ganz andere. Unter denselben Gesichtspunkt fällt auch eine Notiz Metschnikoff's über die Embryonalhüllen von Ameisen aus Madeira. Auch diese sollen keine eigentlichen Embryonalhüllen besitzen, sondern es sollen sich hier nur eine Anzahl von Zellen von einem hügelförmigen Zellenhaufen ablösen.

Wir können alle solche Embryonalhüllen, die nicht aus der directen Umwandlung von wesentlichen Theilen des Embryos hervorgegangen sind, sondern die einem secundären Bildungsvorgang ihren Ursprung verdanken, als secundäre Embryonalhüllen zusammenfassen, im Gegensatz zu den primären, deren Entstehung vorhin genau erläutert wurde.

Auch die Embryonalhüllen von *Peripatus* und der Myriapoden sind den secundären zuzurechnen und gestatten ebensowenig eine Homologisirung mit den primären Hüllen der Insecten.

Schliesslich giebt uns noch das Studium der Embryonalhüllen ein treffliches Mittel an die Hand, das Alter der verschiedenen Insectengruppen zu beurtheilen. Es kann nach unsern Auseinandersetzungen gar kein Zweifel sein, dass die Insecten mit innerem Keimstreifen als die ältesten Formen anzusehen sind, aus dem einfachen Grunde, weil diese sich bezüglich der Entstehung ihres Keimstreifens und ihrer Hüllen am engsten an die Myriapoden anschliessen. Dass zum Beispiel

Aphis auf einen frühen Ursprung hinweist, geht ausserdem noch aus der Entstehung der Scheitelplatte hervor, die hier noch, genau wie bei Würmern, am Scheitelpol entsteht, was bei den meisten der bisher untersuchten Insecten wohl sicher nicht mehr der Fall ist.

IV. Die Entstehung der Organe.

1. Das Entoderm und sein Gebilde.

Die Entodermzellen entstehen, wie wir gesehen haben, am Rande des Blastoporus. Ueber den morphologischen Werth derselben brauche ich mich an dieser Stelle um so weniger auszulassen, als ich darüber bereits in einem früheren Capitel das Nöthige gesagt.

Nach ihrer Bildung zerstreuen sich die Entodermzellen in dem hellen Dotter, sich lebhaft durch Theilung vermehrend. Da die Theilung bei den Einen lebhafter fortschreitet als bei den Andern, ist ihre Grösse ausserordentlich verschieden, wie man z. B. aus der Fig. 15 ersieht. Ihr Verhalten gegenüber dem in das Einnere sich einstülpenden Keimcylinder und dem einwandernden Dotter wurde bereits eingehend erörtert.

Was die Einwanderung des secundären Dotters anlangt, so bewegt sich die Masse des letzteren jedenfalls nicht selbständig, sondern sie wird durch die im Follikelepithel erfolgende Bildung stets neuer Dotterpartikel mechanisch vorwärts geschoben. Dabei bewegt sich nun der Dotter nicht als compacte Masse, sondern die einzelnen Dottergranula suchen sich vermöge ihrer gegenseitigen Verschiebbarkeit ihren eigenen Weg durch die Lücken des plasmatischen Maschenwerks, das von dem früher in diesen gelegenen primären Dotter durch dessen Resorption mittlerweile frei geworden ist. Dass der Vorgang sich so abspielt und nicht anders, beweist am besten der bereits erwähnte Umstand, dass nicht nur die amöboiden Entodermzellen ihre Lage beibehalten, sondern dass auch das ganze plasmatische Netzwerk in derselben Anordnung erhalten bleibt (Fig. 19, 20). Eine Zerklüftung des Dotters tritt bei den verschiedenen Aphiden zu sehr verschiedener Zeit, bei unserer *Aphis pelargonii* in der Regel erst zur Zeit der Darmbildung ein.

Es ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung, dass der secundäre Dotter das vom Blastoderm umgebene Lumen des Eies nicht vollständig ausfüllt, sondern, wie das aus den Figuren 14, 16, 19 ersichtlich, in der Gegend des obern Eipols eine Stelle freilässt, an der die Maschen des plasmatischen Entodermnetzes nicht mit den Körnern des

accessorischen Dotters ausgefüllt werden. Je nach der Vertheilung der Entodermzellen können nun in diesem dotterfreien Raum Zellen gefunden werden (Fig. 14, 16) oder nicht. Jedenfalls unterscheiden sich diese Entodermzellen von den im Dotter befindlichen in keiner Weise. Immer aber findet man diesen Raum mit dem Plasmanetz ausgefüllt, welches ja lediglich einen Theil des übrigen Entoderms ausmacht. Wenn man ein frisches Ei in toto ansieht, so bemerkt man dieses Netzwerk häufig nicht, besonders nicht, wenn keine Zellen in demselben suspendirt sind. Man glaubt alsdann einen Spaltraum zwischen Blastoderm und Dotter vor sich zu haben, der von Witlaczil für eine Furchungshöhle angesehen wurde, offenbar mit Unrecht. Ein derartiger, vielleicht als Furchungshöhle aufzufassender Spaltraum existirt allerdings; derselbe tritt aber, wie wir gleich sehen werden, zwischen Keimstreif und Blastoderm auf und stellt die primäre Leibeshöhle dar.

Zu einer ganz eigenthümlichen Ansicht über das Entoderm ist Witlaczil in Folge fehlerhafter Beobachtung gelangt. Auch er hält für das Entoderm jene amöboiden Zellen, wie sie nach Ablauf der Gastrulation in dem hellen primären Dotter (Fig. 4—8) gefunden werden. Da er nun aber den in das Ei vordringenden secundären Dotter für eine zellige Masse hält — jedenfalls hat er die im dunklen Dotter gelegenen Entodermzellen für Kerne seiner Dotterzellen gehalten — glaubt er beobachtet zu haben, dass der anwachsende secundäre Dotter die Entodermzellen nach dem obern Eipol zu verdrängt und sieht die letzten Reste des Entoderms in jenen Zellen, die in dem von Dotter freien Raum am obern Eiende (Fig. 14, 16) gelegen sind. Diese Zellen sollen dann noch weiter rückgebildet werden, um schliesslich gänzlich zu schwinden, so dass am Ende nur Ectoderm und Mesoderm übrig bleiben. Die Unrichtigkeit dieses Entodermschwundes, aus dem er die weitestgehenden Schlüsse zieht, erhellt ohne Weiteres aus der von mir gegebenen Darstellung.

Bei der ersten Anlage des Keimcylinders liegt die zum Keimstreifen werdende Hälfte desselben dem Blastoderm ebenso dicht an, wie es bei der gegenüberliegenden Cylinderwand der Fall ist (Fig. 14, 15, 16). Bald aber tritt zwischen Keimstreif und Blastoderm ein Spalt auf (Fig. 17, 18, 19 u. f.) in den sofort nach seinem Erscheinen Entodermzellen hineinwandern, die zu diesem Behufe aus dem secundären Dotter heraustreten. Schon in der Fig. 16 macht sich das erste Stadium dieses Processes bemerkbar; in derselben ist der erwähnte Spalt eben angedeutet, und gleich schickt sich eine Ento-

dermzelle an (*En*), denselben auszufüllen. Weiter ist der Process in den Figuren 17, 19, 24, 29 gediehen; im ersten Bilde ist bereits eine Entodermzelle (*En*) an ihr Ziel gelangt, während andere im Begriffe stehen, ihr zu folgen; in Fig. 24 aber sind auf dem Schnitt bereits drei Entodermzellen an der betreffenden Stelle wahrzunehmen, die auf gleichem Wege hierher gelangt sind. Diese ausgewanderten Zellen sind die ersten Vorläufer einer ausgedehnten Zellenwanderung, die, wie gleich geschildert werden soll, erst später eintritt. Diese Vorläufer, die einstweilen ihren indifferenten entodermalen Charakter bewahren, sind keine absolut nothwendige Erscheinung, wie schon daraus hervorgeht, dass sie häufig (Fig. 26, 28) fehlen; auch treten sie in verschiedenen Eiern zu verschiedener Zeit auf, so dass z. B. in dem ziemlich weit vorgeschrittenen Stadium der Fig. 25 eben der erste Schritt zur Wanderung erkennbar ist. Der geschilderte Spaltraum stellt die primäre Leibeshöhle der Aphiden dar.

Der Eintritt der erwähnten Massenauswanderung von Entodermzellen aus dem Dotter steht in engster Beziehung mit Lageveränderungen innerhalb des mittleren Keimblatts. Wir haben gesehen, dass das letztere (Fig. 38) in der Medianlinie des Keimstreifens innerhalb einer Mesodermfurche entsteht. Lange Zeit nun bleibt das Mesoderm an seiner Bildungstätte in der Medianebene des Körpers liegen, so dass man es auf medianen Längsschnitten durch das Ei (Fig. 18, 19, 24 bis 29) immer in der ganzen Längsausdehnung zur Ansicht bekommt (*Me*). Mit dem Beginn der Extremitätenbildung aber verlässt es seine ursprüngliche Lage und theilt sich in zwei Mesodermstreifen (Fig. 44), welche sich über den seitlichen zur Extremitätenbildung verwandten Theilen des Keimstreifens anordnen. Durch diese Lageveränderung des Mesoderms wird zwischen dem medianen Theil des Keimstreifens und der Serosa (Fig. 30 u. ff.) ein Raum (die Fortsetzung der vorhin wesentlich auf den Kopf beschränkten Leibeshöhle) frei, in den alsbald vom Dotter her grosse Mengen von Entodermzellen einwandern, wie man das an den Figuren 30, 31, 34, 44, 46 verfolgen kann.

Diese in die primäre Leibeshöhle eingetretenen Entodermzellen bilden nun, zusammen mit den bereits erwähnten ihnen vorangegangenen Vorläufern, ein lockeres Maschengewebe, welches besonders an den citirten Querschnitten leicht erkennbar ist; nur in der Medianebene, an der Stelle also, an der später der Mitteldarm entsteht, drängen sie sich kurz vor dem Auftreten desselben näher aneinander (Fig. 30).

Da das Mesoderm eine ganz scharf abgegrenzte Masse bildet, die sich auch durchweg dunkler färbt, sind die Zellen des Entoderms stets

mit grosser Deutlichkeit als solche zu erkennen, so dass die auf Schnitten erhaltenenen Bilder weder zu Verwechselungen noch zu Zweifeln Anlass geben können.

Mit dem Beginn der Massenwanderung von Entodermzellen machen sich zugleich die ersten Anfänge der Darmbildung bemerkbar. Zunächst tritt in der Mittellinie des Körpers zwischen den Scheitelplatten und dem vorderen Ende des Keimstreifens eine rein ectodermale Einstülpung (Fig. 30) auf, welche die erste Anlage des Vorderdarms darstellt. Das Mesoderm, dessen beide Seitenstränge in der Gegend des Mundes zusammenfliessen, wird hierbei nach vorne geschlagen, so dass die Mundeinstülpung also nicht, wie es von Witlaczil angegeben und auch abgebildet wird, von einer Mesodermschicht überkleidet ist. Nur an der vorderen, in den Zeichnungen Fig. 30, 31, 32, 34 untern Wandung des Stomadäums findet man constant das zurückgeschlagene Mesoderm (*Me*), welches an dieser Stelle mit dem am Ectoderm liegen gebliebenen Theil des unpaaren Kopfmesoderms eine auf dem Schnitte dreieckige Masse bildet, die ein deutliches Lumen (secundäre Leibeshöhle) erkennen lässt und später in die Bildung des Vorderkopfes eingeht.

Etwas später tritt nach Metschnikoff und Witlaczil eine ähnliche Einstülpung auch am hintern Ende des Keimstreifens auf, welche die Anlage des Enddarmes darstellt. Ich selbst konnte diese Einstülpung wegen der bei *Aphis pelargonii* besonders starken Krümmung des hinteren umgeschlagenen (Fig. 31, 33) Abschnitts des Keimstreifens nicht mit der nöthigen Schärfe nachweisen. An frischen Präparaten konnte ich zwar eine zum Enddarm werdende Einstülpung wahrnehmen, doch konnte ich keine so klaren Bilder erhalten, dass ich daran die näheren Details hätte verfolgen können.

Der Mitteldarm entsteht dadurch, dass sich zunächst im Kopftheil des Embryos einige Entodermzellen der Körpermitte zu einem soliden Strange an einander reihen und sich dem blindgeschlossenen Ende der Mundeinstülpung anlegen (Fig. 30). Sehr bald aber tritt im vordersten Theil des Stranges ein deutliches Lumen auf, und gleichzeitig, also zu einer auffallend frühen Zeit, bricht auch an der Spitze der Mundeinstülpung eine Oeffnung durch, sodass die Lumina von Vorder- und Mitteldarm bereits mit einander in Verbindung treten, wenn von letzterem erst der vorderste Abschnitt angelegt ist (Fig. 32). Vorder- und Mitteldarm sind durch eine sehr merkliche Differenz ihrer Zellen deutlich von einander unterschieden; ausserdem fällt die Verbindungsstelle von Mitteldarm und Vorderdarm dadurch sofort in

die Augen, dass beide an dieser Stelle im Anfang eine Knickung bilden, indem sie unter einem stumpfen Winkel einander begegnen. Ausserdem ist anfangs der Mitteldarm von bedeutend geringerem Durchmesser als der Vorderdarm. Bemerken muss ich noch, dass der in Fig. 32 abgebildete Schnitt etwas schief geführt ist, so dass der obere Theil der Figur aus der Medianebene heraustritt. Daher ist an diesem Bilde der Zusammenhang des Mitteldarms mit dem übrigen Entoderm nicht ersichtlich. Aus der Combination der übrigen Schnitte der Serie war jedoch zu ersehen, dass die Masse der ausgewanderten Entodermzellen sich genau so verhielt, wie das in Figur 30 der Fall ist.

Bedeutend weiter ist der Process der Darmbildung in Figur 31 gediehen. Das Lumen des Mitteldarms lässt sich hier bereits bis in den Anfang des ersten Thorakalsegments verfolgen, von welcher Stelle an er sich nach hinten in einen soliden Entodermstrang fortsetzt. Dorsal von dem noch soliden Abschnitt des Mitteldarms sieht man bei *b* noch andre Entodermzellen gelegen, die man an andern Präparaten (Fig. 34) an dieser Stelle vermisst. Eine weitere Bedeutung kommt aber diesem Umstande keineswegs zu. Da wir an dem Querschnitt Fig. 47 rechts und links vom Darm andre Entodermzellen liegen sehen, kann es ja bei vorhandenem Raum immer einmal möglich sein, dass sie sich auch über dem Darme lagern, besonders da in späterer Zeit Entodermzellen in der ganzen Umgebung des Mitteldarms gefunden werden. Noch weiter als in Fig. 31 ist die Darmbildung in Fig. 34 fortgeschritten, in der das Lumen des Darms bereits bis in das zweite Segment des Thorax reicht. Zwar konnte ich an andern Präparaten das Darmlumen noch etwas weiter verfolgen, doch sind die betreffenden Schnitte leider so unglücklich geführt, dass ich zu ihrer Demonstration die ganze Serie hätte vorführen müssen.

Zum Schluss verweise ich jedoch noch auf die Fig. 47, welche einen Querschnitt durch den in Bildung begriffenen Mitteldarm darstellt. Derselbe ist in Höhe der Geschlechtsanlage durch das zweite oder dritte Thorakalsegment eines Embryos geführt, der wenig älter als derjenige der Fig. 46 ist. In dem Zwischenraum zwischen Keimstreif und Serosa sehen wir eine ganze Reihe von Entodermzellen liegen, die ein loses Maschenwerk darstellen. In der Mitte dieser Entodermmasse aber, genau in der Medianebene des Körpers, erkennen wir den quer durchschnittenen Mitteldarm, der an dieser Stelle noch kein Lumen besitzt, das dagegen an den weiter nach vorn liegenden Schnitten bereits mit Deutlichkeit wahrzunehmen war. Ausserdem zeigt der Darm an diesem hintersten Abschnitt noch keinen bestimmten

Contour, vielmehr zeigen seine dicht an einander gedrängten Zellen, was für seine Bildungsweise charakteristisch ist, noch zarte Protoplasmafortsätze, die mit dem benachbarten entodermalen Plasmamaschenwerk anastomosiren.

In ganz derselben Weise, wie die Entodermzellen aus dem Dotter an das Vorderende des Körpers wandern, um den vordern Abschnitt des Mitteldarms zu bilden, geht ein wenig später auch eine Wanderung von Dotterzellen an das Hinterende vor sich. Die Figuren 31 und 33 mögen diesen Vorgang erläutern. Auch hier bilden die ausgewanderten Entodermzellen über der Medianlinie einen soliden Zellenstrang, der zunächst auf dem Schnitt (Fig. 31) als eine einfache Zellenreihe erscheint. In Figur 33 dagegen bemerkt man bereits zwei Zellenlagen über einander; ob aber die Grenze zwischen beiden dem künftigen Lumen entspricht, konnte ich nicht entscheiden, obwohl es wahrscheinlich ist. Nach vorne zu sehen wir die Zellen des hintern Abschnitts des Mitteldarms sich direct in die Zellen des jetzt bereits in Schollen zerfallenen Dotters fortsetzen.

Hier lassen mich jedoch meine directen Beobachtungen bezüglich der Entstehung des Darmtractus im Stich. Ich kann nicht angeben, in welcher Weise sich die den hintern Theil des Mitteldarms bildenden Entodermzellen der Enddarmeinstülpung anlegen; es ist indessen wahrscheinlich, dass der Process sich hier genau so abspielt, wie am Vorderende, und dass auch das Lumen in analoger Weise zum Durchbruch kommt.

Eines ist aber sicher, dass der Mitteldarm sich von zwei verschiedenen Punkten, von vorne und von hinten her, anlegt, wie das ja auch bei verschiedenen andern Insecten bereits constatirt ist, und dass der Mitteldarm in der Mitte des Körpers zuletzt fertiggestellt wird. Diesen Zusammenstoss der beiden Hälften des Mitteldarms, der nur in die Zeit der Umrollung des Embryos fallen kann, mag vielleicht Witlaczil thatsächlich beobachtet haben, hat aber dann hieraus geschlossen, dass es sich um ein Zusammenstossen von Proctodäum und Stomadäum handle.

Wenn ich nun auch die Fertigstellung des ganzen Darmes nicht bis zum Schluss beobachten konnte, so geht doch aus dem Gesagten mit absoluter Sicherheit hervor, dass der Mitteldarm vom Entoderm, d. h. von einem Theil jener Entodermzellen gebildet wird, die aus der Masse des secundären Dotters heraustreten und theils an das vordere, theils an das hintere Körperende wandern. Vorderdarm und Enddarm

entstehen dagegen aus rein ectodermalen Einstülpungen, die anfangs sogar des Mesodermüberzugs entbehren [1]).

Bezüglich des secundären Dotters sei hier nur darauf hingewiesen, dass er nicht in den Mitteldarm eingeschlossen wird, sondern vorläufig noch in derselben Gestalt im Embryo verbleibt. Nur ist er um diese Zeit bereis in einzelne Schollen zerfallen und werden die Entodermzellen dann sowohl innerhalb der Schollen als auch zwischen denselben angetroffen.

Mit der hier gegebenen Schilderung der Entstehung des Darmkanals fallen die eigenthümlichen Angaben Witlaczil's von selbst zusammen. Dasselbe gilt von den sehr gewagten diesbezüglichen Schlussfolgerungen des betreffenden Autors, der auf Grund seiner an *Aphis* gewonnenen Erfahrungen nicht nur sämmtlichen Insecten, sondern auch den Wirbelthieren den entodermalen Character des Darmkanals nehmen möchte.

Während nun meine Untersuchungen die vollständige Unrichtigkeit der Resultate Witlaczil's ergeben haben, finden sie sich im besten Einklang mit den bereits im Jahre 1866 von Metschnikoff (37) veröffentlichten Untersuchungen.

Nach Metschnikoff entsteht, ganz im Gegensatz zu Witlaczil, der Mitteldarm auf eine ganz selbständige Weise. „Ehe sich aber dieser Theil in Form einer differenzirten Röhre bildet, findet die Ansammlung der ihn bildenden Zellen in der Mitte des Keimstreifens statt. Diese Zellenmasse, welche aus wenig von einander abgesonderten Zellen besteht, kann man gewissermaassen als ein Homologon des Schleimblatts ansehen (Metschnikoff's Fig. 31). Bei weiterer Entwicklung sieht man die erwähnten Zellen sich in einen röhrenförmigen Strang gruppiren, welcher sich zuerst mit dem Oesophagus, dann aber mit dem Rectum verbindet."

Diese hier wörtlich angeführten Beobachtungen lassen sich nun auf Grund meiner eigenen Untersuchung in folgender Weise interpretiren. Das Zellenmaterial, welches den Dünndarm zu bilden hat,

---

1) Bei der Schilderung der Entwicklung des *Aspidiotus* wirft Metschnikoff die Frage auf, ob denn überhaupt dieser Hemiptere ein Mitteldarm zukomme. Ich habe mich einmal eingehender mit der Anatomie von *Aspidiotus pini* Bé. beschäftigt und gefunden, dass der Mitteldarm diesem Thiere in der That fehlt. Der Oesophagus führt in einen birnförmigen Magen, welcher blind endigt; dasselbe ist mit dem Enddarm der Fall, der an seiner Spitze die beiden Malpighi'schen Gefässe trägt.

sammelt sich in der Mitte des Keimstreifens an, es ist also nicht an Ort und Stelle entstanden, wie aus dem Worte „ansammeln" hervorgeht; dagegen ist die eigentliche Ursprungsstätte dem verdienten Forscher unbekannt geblieben. Wenn derselbe damals schon gewusst hätte, dass im Innern des Dotters bei allen Insecten zellige Elemente vorhanden sind, hätte er sicher auch die Vermuthung ausgesprochen, dass dieses den Mitteldarm aufbauende Zellenmaterial, das er selbst für ein Homologon des Schleimblatts, des Entoderms anderer Thiere ansieht, aus dem Dotter ausgewandert sei. Weiter schildert er die fragliche Zellenmasse als aus wenig von einander abgesonderten Zellen bestehend. Es giebt diese Beschreibung einen Grund mehr, zu glauben, dass METSCHNIKOFF hier die ausgewanderten Entodermzellen vor sich gehabt, die ja auch nicht isolirte Zellen, sondern ein lockeres Maschengewebe darstellen. So glaube ich, dass schon aus der METSCHNIKOFF'schen Arbeit mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit hervorgeht, dass der Mitteldarm eine entodermale Bildung ist und dass die nach dem russischen Autor das Darmepithel bildenden Zellen dieselben Gebilde sind, die nach meiner Beobachtung aus dem Dotter auswandern, um sich dann genau, wie es schon METSCHNIKOFF schildert, in der Mitte über dem Keimstreifen anzusammeln.

Für eine ganze Reihe anderer Insecten lauten die Angaben der Forscher analog. So lassen ZADDACH und nach ihm WEISMANN die Mitteldarmwand aus dem Dotter hervorgehen. Bei *Chironomus* entsteht nach WEISMANN der Mitteldarm ebenfalls als selbständige Bildung und zwar „wahrscheinlich durch Umhüllung des Dotters mit einem Blastem, aus welchem sich Zellen bilden." Die Dottermasse, welche bestimmt ist, in den Mitteldarm einzutreten, bildet gewissermassen die Form, über welche die Wandung des Mitteldarms gegossen wird. Das erwähnte Blastem lagert sich in seiner ganzen Ausdehnung ziemlich gleichzeitig der Dottermasse auf. Da zu dieser Zeit in der Umgebung des zum Mitteldarm werdenden Dotters sich absolut kein Zellenmaterial befindet, so war er bei dem damaligen Stande der Wissenschaft gezwungen, die Wandung des Mitteldarms durch freie Zellbildung entstehen zu lassen. Wären zu jener Zeit bereits die Untersuchungen BOBRETZKY's an Lepidopteren bekannt gewesen, so hätte unser Forscher sicher schon damals nicht verfehlt, anzunehmen, dass die über der Dottermasse sich bildende Mitteldarmwandung dadurch entsteht, dass die im Dotter vorhandenen Zellen (Entoderm) an die Oberfläche wandern, um sich daselbst zum Darmepithel an einander zu legen. In

der That hat sich Weismann in seiner neuesten Arbeit für eine solche Auffassung des geschilderten Vorganges ausgesprochen.

Bei *Simulia* konnte Metschnikoff (37) trotz aller angewandten Mühe die Bildung der Mitteldarmwandungen nicht beobachten. „Dass sie nicht aus der inneren Schicht des Keimstreifens (also aus dem Mesoderm) entstehen, wie so oft angegeben wurde, geht schon aus dem von Weismann angeführten Grunde hervor, wonach es bei *Simulia* einen ebenso wie bei *Chironomus* vorhandenen Dotterstreifen giebt, welcher den Keimstreif vom Darmdotter abtrennt.“ Für die von Zaddach und Weismann aufgestellte Meinung über die freie Bildung der Mitteldarmzellen hat er keinen Anhaltspunkt gefunden.

Bei *Cecidomyia* hat derselbe Autor die Bildung des Mitteldarms nicht vollständig genug beobachtet, um sie besonders anführen zu können. Jedenfalls unterliegt es nach ihm keinem Zweifel, dass sie ebenso wie bei den übrigen Insecten mit Nahrungsdotter vor sich geht.

Bei *Apis* entsteht nach Bütschli (9) die Mitteldarmwandung zuerst an der Rückenseite des Dotters in Form einer einfachen Zellhaut, die wahrscheinlich ihren Ursprung in der Nähe der beiden Enden des Keimstreifens nimmt, weil sie hier meist an Dicke vor der Mittelgegend voraus ist. Ihre erste Entstehung ist ihm nicht gelungen zu sehen, doch muss er sich in Betreff derselben der von Zaddach und Weismann vertretenen Ansicht anschliessen, dass sich nämlich die Mitteldarmwandung durch freie Zellbildung entwickle und nicht durch Abspaltung einer inneren Zellschicht des Keimstreifens. „Wenn auch hier letzterer Ansicht nicht das bei *Chironomus* sich findende Hinderniss entgegensteht, dass eine Dottermasse zwischen der gebildeten Mitteldarmwand und dem Keimstreifen übrig bleibt, so ist doch zu der Zeit, wo sich die Mitteldarmwandung auf der Bauchseite bildet, letztere weit von dem Keimstreif zurückgezogen, und dann ist der Umstand, dass sich die Mitteldarmwand auf der Rückenseite zuerst anlegt, vielmehr ein Argument gegen die Hypothese der Abspaltung vom Keimstreif, als für dieselbe.“

Man erkennt auch aus dieser Darstellung die Uebereinstimmung mit meinen eigenen Resultaten, wenn man nur von der Ansicht der freien Entstehung der Darmzellen absehen will, einer Ansicht, die der Autor selbst schon dahin modificirt haben wird, dass er die betreffenden Zellen von den inneren Keimzellen ableitet. Wenn Grassi (16) auf Grund seiner ebenfalls an der Biene angestellten Beobachtungen zu dem Schluss kommt, dass jene von Dohrn, Graber, Hertwig und Balfour vertretene Ansicht, nach der das Entoderm sich von den

Dotterzellen ableitet, noch nicht genügend begründet ist, so widerspricht er hiermit nicht der von jenen Autoren und mir vertretenen Ansicht, sondern lässt lediglich den Ursprung des Entoderms in der Schwebe. Leider stand mir die definitive Arbeit (17) des Verfassers nicht zu Gebote, sodass ich nicht weiss, ob er auch in dieser zu demselben Resultat gelangt ist.

Auch Dohrn (10) leitet die Wandung des Mitteldarms von den Dotterzellen ab, während Graber (14) einen solchen Ursprung nur wahrscheinlich machen kann.

Hatschek (21) giebt für die Lepidopteren an, dass das Darmdrüsenblatt vom Entoderm gebildet werde, ohne aber den Ursprung dieser Entodermzellen weiter zu erörtern. Auf dem frühesten Stadium beschränken sich diese Entodermzellen lediglich auf den vorderen Theil des Keimstreifens und bilden hier einen Zellenhaufen, der zwischen Mesoderm und Dotter gelegen ist. Beim Auftreten der Mundeinstülpung legen sie sich der Wand derselben an, um später das Darmdrüsenblatt zu bilden. Man kann natürlich über den Ursprung dieser Entodermzellen verschieden denken; man kann sie im Sinne Kowalevsky's vom Mesoderm ableiten, man kann aber auch, wie ich es thue, annehmen, dass sie aus dem Dotter ausgetreten sind. Für die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht spricht besonders der amöboide Character einer grossen Zahl dieser Zellen, sowie die ebenfalls an Schmetterlingen gewonnenen Resultate Tichomiroff's.

Nach Tichomiroff (45) nämlich wird im Embryo der Seidenraupe das Epithel ebenfalls von ächten Entodermzellen gebildet, die aus dem Dotter heraustreten und nach seinen Abbildungen zuerst an der Unterseite des Darmes sich epithelartig anordnen.

In demselben Sinne spricht sich auch Ayers (1) für *Oecanthus niveus* aus. Auch hier treten die mit grossen Kernen versehenen amöboiden Dotterzellen an die Oberfläche des Dotters, um auf diesem eine einfache Lage von Darmdrüsenzellen, die Darmwand, zu bilden.

Ueber *Gryllotalpa* liegen die schönen Untersuchungen Korotneff's (26) vor. Hier baut sich der embryonale Darm direct aus den grossen Dotterpyramiden auf, deren jede einen grossen Kern mit einem amöboid zerflossenen Plasmahof umgiebt. Auch hier bildet sich also der Mitteldarm aus dem eigentlichen Entoderm. Dieser embryonale Darm ist aber kein dauerndes Gebilde; vielmehr macht der ganze Darmkanal eine complicirte Metamorphose durch, von der auch das ursprüngliche Darmepithel nicht verschont bleibt. Die dasselbe darstellenden Dotterzellen fallen der Atrophie anheim, und es entsteht

innerhalb der Muscularis des Darmes ein vollkommen neues Epithel, das von den Blutzellen gebildet werden soll, die massenhaft in dem den Darm umspülenden Blute vorhanden sind. Diese Blutzellen aber nimmt Verfasser als Mesoderm in Anspruch.

Diese am Darm von *Gryllotalpa* auftretende Metamorphose kann jedoch auf unsere vergleichenden Betrachtungen von keinem Einflusse sein, denn alle bisher angeführten Autoren sprechen von dem primären Darm und nicht von dem definitiven bei der Metamorphose entstandenen Darmkanal. Ueberdies muss ich bemerken, dass bei unserer *Aphis* eine solche Metamorphose nicht eintritt und der einmal angelegte Darm in derselben Form während des ganzen Lebens des Thieres erhalten bleibt. Abgesehen davon scheint mir die Bildung neuen Darmepithels vom Mesoderm her auch nach den Beobachtungen Korotneff's noch keine so ganz ausgemachte Sache zu sein, denn wirklich beobachten konnte der Verfasser den Process der Einwanderung von Blutzellen doch wohl kaum, worauf er übrigens auch gar keinen Anspruch erhebt. Aus der Fig. 78, die Korotneff als Beweisobject anführt, kann er zu einer derartigen Auffassung nur auf hypothetischem Wege gelangt sein. Eine zweite Frage ist dann noch, ob die Blutzellen wirklich mesodermalen Ursprungs sind. Mir scheinen auch die Figuren Korotneff's die viel plausiblere Ansicht Ganin's zuzulassen, dass die definitive Epithelauskleidung des Darms von einigen der ursprünglichen, durch rege Zelltheilung sich vervielfältigenden Darmzellen herrührt. Man hat alsdann auch nicht nöthig, anzunehmen, dass die Blutzellen die Darmmuscularis durchdringen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen.

Den Schluss der angeführten Reihe von Arbeiten bildet die schöne Abhandlung Patten's (44), der bei den Phryganiden mit grosser Klarheit feststellen konnte, dass der Mitteldarm auch hier von den Dotterzellen, also vom eigentlichen Entoderm der Gastrula, gebildet werde. Auch hier wird der Dotter in den Mitteldarm aufgenommen und die Dotterzellen haben nur nöthig, um das Darmdrüsenblatt hervorzubringen, an die Oberfläche des Dotters zu steigen und sich hier zu einem Epithel an einander zu legen. Es tritt hier aber der absonderliche Fall ein, dass das splanchnische Blatt des Mesoderms, welches die Darmmuscularis zu bilden hat, den Darm schon vollständig umhüllt, bevor die Dotterzellen sich zu einem geschlossenen Epithel an einander gelegt haben.

Wenn nun alle bisher genannten Autoren das Darmdrüsenblatt aus den Dotterzellen, dem eigentlichen Entoderm, herleiten und also

genau mit den Resultaten übereinstimmen, die ich an *Aphis* gewonnen habe, so lässt sich leider nicht dasselbe von den Beobachtungen Kowalevsky's und Heider's sagen.

So giebt Kowalevsky (27) in seiner bekannten Abhandlung über die Entwicklung der Würmer und Insecten an, dass das Entoderm vom Mesoderm geliefert werde. Am äusseren Rande der beiden Mesodermstreifen soll sich von den die untere Wand der Segmenthöhlen bildenden Mesodermzellen eine Zellenschicht ablösen, die sich dem Dotter auflagert, ihn umwächst, mit einem Wort, zum Darmdrüsenblatt wird. Dasselbe behauptet Kowalevsky auch für *Apis*.

So viel Anerkennung nun auch die betreffende Abhandlung Kowalevsky's erworben hat, so erregten dennoch seine Angaben über die Bildung des Darmdrüsenblatts auf vielen Seiten Zweifel. Das mag für Heider (22) einen Grund mit abgegeben haben, die *Hydrophilus*-entwicklung auf diesen Punkt hin noch einmal gründlich durchzusehen.

Heider kommt jedoch im Wesentlichen zu keiner andern Auffassung als vor ihm Kowalevsky. Auch er leitet das Darmdrüsenblatt vom Mesoderm ab, ist jedoch andrer Meinung als Kowalevsky in Bezug auf den Ort seiner Entstehung. Während Kowalevsky es von den Mesodermzellen unterhalb der Segmenthöhlen ableitet, lässt Heider es aus der untersten Schicht jener Mesodermzellen hervorgehen, die nach der Mitte des Keimstreifens zu neben den Segmenthöhlen gelegen sind.

Neuerdings veröffentlicht Kowalevsky (28) auch eine Arbeit über die Muscidenentwicklung, in der er ähnliche Ansichten wie die am *Hydrophilus* gewonnenen vertritt. Hier soll die Bildung des Mitteldarms, wie das ja bei manchen Insecten der Fall ist, von zwei verschiedenen Punkten, nämlich vom vordern sowie vom hintern Ende des Keimstreifens aus vor sich gehen. Das Stomadäum sowohl wie das auftretende Proctodäum sollen bei ihrer Einstülpung Theile des Mesoderms aufheben und diese in Form eines Uhrglases vor sich her schieben. Dieselben umschliessen allmählich den Dotter und bilden damit die Wandung des Mitteldarms.

Nur die Wichtigkeit der zu erörternden Frage kann mich bestimmen, so trefflichen Beobachtern gegenüber wie es Kowalevsky und Heider sind, einige Bedenken betreffs ihrer Resultate zu äussern, Bedenken jedoch, die lediglich durch theoretische Gründe hervorgerufen sind.

Wie erwähnt, leitet Kowalevsky auch für *Apis* das Darmdrüsenblatt in derselben Weise ab wie bei *Hydrophilus*. Demgegenüber weist

Bütschli, der ziemlich gleichzeitig untersucht hat, den Gedanken an eine solche Abstammung ganz entschieden von der Hand und hält ihn aus mechanischen Gründen sogar für unmöglich. Dieser Widerspruch zweier gleichzeitiger Forscher muss uns entschieden stutzig machen. Sicherlich wird hierdurch die Sachlage bei *Apis* höchst zweifelhaft, zumal, soweit mir die Resultate Grassi's (16) bekannt sind, auch dieser keine Entscheidung herbeiführt.

Auch die Nachuntersuchung Heider's schliesst meiner Meinung nach für *Hydrophilus* noch nicht jeden Zweifel aus. Erstens fehlt ihm ein sehr kritisches Stadium, das sich zwischen seine Fig. 26 und 27 einschiebt und dann weist der Umstand, dass er mit Kowalevsky über den Ort des Entodermursprungs differirt, doch darauf hin, dass bei *Hydrophilus* die Entstehung des Darmdrüsenepithels nicht so klar liegt, wie es für einen scharfen Beweis doch wohl nöthig wäre. Ich kann demnach trotz der schönen Arbeit Heider's die Entodermfrage bei *Hydrophilus* noch nicht als erledigt ansehen. Soviel aus den von beiden Autoren gegebenen Figuren ersichtlich, würde auch für dieses Thier die Annahme nicht so ohne Weiteres von der Hand zu weisen sein, dass die erste Anlage des Darmdrüsenblatts von den Dotterzellen herrührt.

Auch den von Kowalevsky über die Muscidenentwicklung gemachten Angaben muss ich mich vorläufig noch zweifelnd gegenüberstellen, da es mir aus theoretischen Gründen nicht wohl möglich erscheint, dass sich hier der Darm so ganz anders bilden soll, wie es bei der ganzen Reihe der oben angeführten Insecten der Fall ist, bei denen zum Theil die Darmbildung unzweifelhaft festgestellt ist.

Ein hinsichtlich seiner Genese noch recht unbekanntes Gebilde ist der Fettkörper. Derselbe ist bei den Aphiden ein Product des Entoderms. Bei Gelegenheit der Bildung des Mitteldarms haben wir gesehen, dass nur ein verhältnissmässig geringer Theil der aus dem Dotter ausgewanderten Entodermzellen (Fig. 47) zur Darmbildung verbraucht wird. Der ganze übrige Rest derselben, von dem noch ein kleiner Theil zur Bildung des Blutes verwandt wird, geht in den Fettkörper über. Das trifft aber nur für den vorderen Theil des Embryos zu. An dem hintern Ende des Keimstreifens ist während der Darmbildung der Raum derartig beschränkt (Fig. 31, 33), dass sich hier nicht mehr freie Entodermzellen ansammeln konnten, als eben zur Darmbildung nöthig waren. Auf Schnitten durch Embryonen nach vollendeter Umrollung treffen wir daher im Abdomen und im hintern Theil des Thorax noch keine Spur des Fettkörpers, während

derselbe im Vorderkörper bereits in Form eines Maschenwerks vorhanden ist, dass in seiner Structur schon an den Bau des Fettkörpers im fertigen Insect erinnert (Fig. 51). Die Fig. 48 ist einem Horizontalschnitt durch einen solchen Embryo entnommen. Das zur Darstellung gelangte Stück des Schnittes stellt die rechts vom Darm gelegene Hälfte des Abdomens dar. Die Segmente sind nur durch schwache Verdickungen der Hypodermis (bei *Hp*), sowie durch die Lage der dorso-ventralen Muskelbündel (*m*) angedeutet. Den ganzen Raum zwischen Darm und Hypodermis finden wir nun in der Zeichnung durch secundären Dotter ausgefüllt, der jedoch in einzelne Schollen, wenn auch nur in so unvollkommener Weise abgegrenzt ist, dass er sich doch noch einigermaassen als ein einheitliches Ganze darstellt. Die Substanz des Dotters zeigt in verschiedenen Embryonen ein verschiedenes Aussehen. In einigen Fällen hat noch die ganze Substanz desselben ihr früheres dotterähnliches Aussehen bewahrt, in andern Fällen aber haben die peripheren der Hypodermis angelagerten Theile das Aussehen eines chromatischen Protoplasmas angenommen, wie man es in jungen Eiern so gewöhnlich findet. Die körnige Structur des Dotters ist verloren gegangen, und die ganze Masse in eine homogene Substanz umgewandelt, die sich mattrosa färbt und auch in ihren Brechungenvermögen dem Eiplasma gleicht. Diese Umwandlung der Dottersubstanz in Protoplasma hat ihren Grund in der Thätigkeit der eingelagerten amöboiden Entodermzellen, die mit ihren weit verzweigten Ausläufern den ganzen Dotter wie mit einem plasmatischen Maschenwerk durchziehen. Das Bestreben derselben geht dahin, den Dotter, der lediglich eine todte Nahrungsmasse für das Ei darstellt, zu assimiliren, d. h. in plasmatische Substanz umzuwandeln und ihrer Körpermasse einzuverleiben. Da nun aber der Dotter den Entodermzellen gegenüber ein ausserordentliches Uebergewicht hat, gelingt es den eingestreuten Zellen lange nicht, des Dotters Herr zu werden. Sie bewahren daher lange Zeit ihm gegenüber einen ziemlich selbständigen Character, indem sie beliebig in dem Dottersubstrat umherwandern, ja sogar ganz aus demselben heraustreten können, um, wie wir sahen, eine ganz freie Existenz zu führen.

Im Laufe der Zeit aber häufen sich in dem Dotter die zelligen Elemente, indem sie sich in Folge reichlicher Ernährung lebhaft vermehren. Ihre Wanderlust aber dauert fort und sie finden sich daher, wie Fig. 48 zeigt, besonders in den oberflächlichen Schichten des Dotters. Hier, wo sie ausserordentlich dicht liegen, gelingt es ihnen in Folge dessen leichter, den Dotter zu bewältigen. Allmählich wird

daher in diesen Theilen der Dotter in protoplasmatische Substanz umgesetzt, wobei dann der ursprüngliche amöboide Zellenleib in der gemeinsamen zu Protoplasma gewordenen Grundsubstanz aufgeht. Im Umkreis der runden Kerne treten dann innerhalb des Plasmas Zellgrenzen auf, die anfangs nur unvollkommen sind. Daher erscheint in Figur 48 (*F*) die Oberfläche des Dotters vielfach gelappt. Bald aber lösen sich die Lappen mit den eingeschlossenen Kernen vollständig ab und werden zu rundlichen Zellen (Fig. 49), die ebenfalls zum Aufbau des Fettkörpers dienen. Sie sind echte Fettkörperzellen, die vollkommen homolog denjenigen Entodermzellen sind, welche wir schon früher auswandern und zum Theil ebenfalls zu Fettkörperzellen werden sahen. Die scheinbare Verschiedenheit beider wird nur dadurch bedingt, dass diese schon sehr früh auswanderten und daher nicht in dem Maasse sich auf Kosten des Dotters vergrössern konnten, als es bei jenen Zellen der Fall ist, die so lange im Dotter liegen blieben, bis sie alle in ihrer Umgebung vorhandene Nahrung sich zu eigen gemacht hatten [1]).

Während in Fig. 49 alle zur Ablösung gelangten Fettkörperzellen noch ein völlig homogenes Aussehen zeigen, tritt wenig später die Fettbildung ein. Zunächst treten innerhalb der Zellen einzelne Fetttröpfchen auf, die aber sehr bald derartig an Zahl zunehmen, dass dadurch das Plasma ein ganz maschiges Aussehen (Fig. 50) erlangt Gleichzeitig mit dieser Verfettung tritt aber eine Verschmelzung der einzelnen Fettkörperzellen (Fig. 50) ein, so dass damit der Fettkörper im Abdomen den bereits früher im Vordertheil des Embryos angelegten Fettkörpermassen völlig gleich wird und ausserdem auch in seinem Bau bereits die Structur des Fettkörpers im Adult (Fig. 51) sehr deutlich erkennen lässt. So stellt also der Fettkörper schon zu dieser Zeit ein continuirliches Maschengewebe dar, in dessen Knotenpunkten die Kerne, in dessen Lücken die Fetttröpfchen liegen.

Nur im hintersten Theil des Abdomens bewahren zahlreiche Fettkörperzellen ihre frühere Selbständigkeit. Sie nehmen meist kuglige Gestalt an und werden zu den Zuckerzellen, die von den Fettzellen nur durch ihr besonderes Secret ausgezeichnet sind.

---

1) Wenn man sich in Details einlassen will, treten dem Beobachter bei der geschilderten Umwandlung des secundären Dotters in dem Fettkörper so auffallende Erscheinungen entgegen, dass er Gefahr laufen könnte, mit unserer modernen Zellenlehre in Conflict zu gerathen. Dies sei hier nur angedeutet, um zu zeigen, was für Fragen hier noch ihrer Lösung harren.

Im Fettkörper des fertigen Thieres (Fig. 51) findet man hier und da in demselben zerstreut einzelne Zellen von rundlicher Gestalt und homogenem Plasma, Zellen also, die von dem feinen Maschengewebe des übrigen Fettkörpers sich sofort durch ihr abweichendes Aussehen auszeichnen. Auch diese Zellen sind ihrem Ursprunge nach echte Fettkörperzellen, in denen jedoch abnormer Weise kein Fett aufgetreten ist.

Die centralen Theile des secundären Dotters, die nicht zur Fettkörperbildung verbraucht werden, bewahren genau ihr früheres Aussehen, sie enthalten nach wie vor einzelne amöboide Zellen, von denen gelegentlich einzelne auswandern, um zu Blutzellen zu werden. Der secundäre Dotter geht sogar in das erwachsene Thier über, um zeitlebens erhalten zu bleiben. Er findet sich später gewöhnlich in zwei jederseits vom Darm gelegenen Strängen angeordnet. Eine Function desselben kann ich nur darin sehen, dass er dem Thiere als Regulator zum Zweck einer regelmässigen Fortpflanzung dient. Zu Zeiten, wo Nahrungsmangel eintritt, ja die Nahrungszufuhr ganz aufhört, wird der secundäre Dotter als Reservevorrath angegriffen und das Thier somit in den Stand gesetzt, noch Dauereier zu produciren, welche die Erhaltung der Art während ungünstiger äusserer Lebensbedingungen ermöglichen.

Mit dem entodermalen Ursprung des Fettkörpers bei *Aphis* stimmt sehr schön die Angabe Weismann's (46) für *Chironomus*, nach welcher der Fettkörper aus jenen Dotterstreifen entsteht, welche in der Leibeshöhle zu beiden Seiten des Darmtractus liegen und nicht in letzteren eingeschlossen werden.

Nach demselben Autor sollen sich dagegen die Lappen des Fettkörpers bei *Musca* direct aus der tiefen Zellenschicht des Embryos, also aus jener Keimschicht bilden, welche wir als Mesoderm bezeichnen. Dieser Widerspruch ist aber wohl nur durch mangelhafte Beobachtung zu erklären.

Nach Metschnikoff (37) entstehen bei *Aphis* die ersten Fettkörperzellen im Kopftheil des Embryos in Form kleiner, unregelmässig gestalteter Zellen mit homogenem grün gefärbten Inhalt. Erst später kommen in diesen Zellen feine Körnchen zum Vorschein, welche dem ganzen Organ ein dunkleres Aussehen verleihen. Aus dem Kopfe verbreitern sich die Fettkörperzellen an beiden Seiten des Metathorax, wie es auf seinen Figuren 29 und 30 zu sehen ist. Aus diesen und den folgenden Abbildungen, sowie aus seiner Beschreibung der jungen Fettkörperzellen geht ganz zweifellos hervor, dass er die von mir als

ausgewanderte Entodermzellen geschilderten Elemente vor sich gehabt, dieselben Gebilde also, welche auch nach mir den Fettkörper bilden. Wenn jedoch METSCHNIKOFF diese amöboiden Wanderzellen nicht aus dem secundären Dotter ableitet, so ist er im Irrthum.

Dass auch WITLACZIL den Fettkörper vom Mesoderm ableitet, kann uns natürlich nicht Wunder nehmen, da nach ihm ja *Aphis* ihr Entoderm bereits auf einem sehr frühen Stadium verloren hat. Die nähere Beschreibung des Processes ist aber so oberflächlich gehalten, dass man schon deswegen auf unsichere Beobachtung schliessen kann. Ueberdies belegt der Verfasser seine Worte durch keinerlei Abbildung, die doch bei sieben Tafeln wohl zu erwarten wäre; man muss daher dem Autor blind vertrauen, wenn er p. 590 sagt: „An der Mesodermschicht unter der Hypodermis beginnt die Differenzirung am Kopfe, indem ihre Zellen theils mit einander verwachsend Längsmuskeln bilden, theils indem sie grösser werden und später Fetttröpfchen zur Absonderung bringen, den Fettkörper bilden". Ebensowenig Beweis liegt in den Worten (p. 596): „Die übrige Musculatur und der Fettkörper erlangen jetzt auch ihre definitive Ausbildung. Man kann beobachten, dass aus derselben, den Embryo unter der Haut umgebenden Mesodermschicht neben einander Längsmuskeln, Fettzellen und am Rücken das Herz entstehen." Ich muss hierzu noch bemerken, dass die Mesodermzellen längst in die Bildung der Musculatur eingegangen sind (Fig. 48, 43), bevor im Abdomen die Bildung des Fettkörpers anhebt.

Während bei den Lepidopteren nach TICHOMIROFF (45) sich der Fettkörper ebenso wie bei *Aphis* aus den entodermalen Dotterzellen bildet, scheinen die von KOROTNEFF (26) bei *Gryllotalpa* geschilderten Vorgänge einer solchen Entstehung zu widersprechen, indem hier der Fettkörper aus dem Mesenchym hervorgeht. Wenn man aber bedenkt, dass sein Mesenchym eigentlich nichts weiter ist, als verspätet aufgetretene Entodermzellen, so hebt sich dieser Widerspruch mit Leichtigkeit.

Schliesslich entsteht auch nach AYERS (1) bei *Oecanthus niveus* der Fettkörper aus dem Dotter.

Auch das Blut ist eine Bildung des Entoderms. Es entsteht bei *Aphis* sowohl innerhalb des Herzens als auch frei in der Leibeshöhle aus entodermalen Wanderzellen, die früher oder später aus dem Dotter hervorgetreten sind. Da die Angaben der Autoren hinsichtlich der Blutbildung noch sehr weit auseinandergehen, indem die Einen es

vom Entoderm, die Andern aber ebenso entschieden vom Mesoderm ableiten, ist eine Discussion der verschiedenen Angaben noch ohne Erfolg.

2. Das Mesoderm.

Schon p. 16 wurde gezeigt, dass das Mesoderm nicht, wie Wittlaczil irrthümlicher Weise annimmt, durch blosse Abspaltung aus dem Ectoderm hervorgeht. Querschnitte durch den Keimstreifen von Embryonen, bei denen sich die obere Oeffnung des Keimcylinders noch nicht geschlossen hat (Fig. 38), zeigen, dass sich längs der Medianlinie des Keimstreifens von der noch offenen Stelle des Blastoporus an bis zum Uebergang des Keimstreifens in das Blastoderm eine, wenn auch äusserlich wenig deutliche Mesodermfurche hinzieht, innerhalb welcher das mittlere Keimblatt seine Entstehung nimmt. Ich habe schon bei Gelegenheit der theoretischen Betrachtungen über die Gastrula darauf hingewiesen, dass diese Furche an derselben Stelle auftritt, an der ehemals die durch das Auswachsen des Keimstreifens sehr in die Länge gezogene Schlussnaht des Blastoporus gelegen war, falls dieselbe nicht schon eher durch Verwachsung unkenntlich geworden ist.

Fig. 38, die einen Querschnitt durch den untern Theil eines jungen Keimstreifens darstellt, erläutert die Art und Weise, wie das Mesoderm innerhalb der Furche entsteht. Es findet eine förmliche Invagination statt, die jedoch etwas anders verläuft als bei vielen andern Insecten. Sie geht nicht, wie das in so ausgeprägter Weise z. B. bei *Hydrophilus* der Fall ist, in Gestalt eines eingestülpten hohlen Rohres vor sich, sondern es wird eine mediane solide Zellenmasse durch das stärkere Wachsthum der seitlichen Particen des Keimstreifens gleichsam in das Innere vorgepresst. In den Figuren 37 *a-c* hat sich dieser Process bereits vollzogen, noch aber zeigt das Ectoderm die Spuren der geschlossenen Mesodermfurche. Die letzteren erhalten sich übrigens an der Innenseite des Keimstreifens noch so lange, als das Mesoderm median gelagert bleibt, und zwar in der Regel mit grösserer Deutlichkeit, als das gerade in Fig. 37 der Fall ist. So stellt Fig. 39 einen Querschnitt durch einen Embryo dar, der ungefähr das Alter des in Fig. 29 abgebildeten haben mag. Der Schnitt ist durch die Gegend der Genitalanlage gegangen und enthält natürlich zwei Querschnitte des Keimstreifens; der eine obere (*Kstr*$_1$) entstammt dem aufsteigenden, der andere (*Kstr*$_2$) dem absteigenden Theil desselben. Auf beiden Schnitten hat das Mesoderm noch seine ursprüngliche Lage behalten und lagert in einer scharfen Vertiefung des Ectoderms der Bauchplatte, welche Rinne noch mit grosser

Deutlichkeit auf den stattgehabten Invaginationsprocess hinweist. Dasselbe Verhältniss kehrt in Fig. 40 wieder, welche einen Embryo vom gleichen Alter im Frontalschnitt zeigt, auf dem der Keimstreif an drei verschiedenen Stellen getroffen wird.

Wenn wir alle Abbildungen bis Fig. 26 incl. auf die Anordnung des Mesoderms hin genauer ansehen, so finden wir, dass dasselbe nur auf den eigentlichen Keimstreifen beschränkt ist. In Fig. 27—29 dagegen bemerken wir, dass sich der Mesodermstrang nach unten umbiegt und sich weit in den Kopf hinein unter die Scheitelplatte fortsetzt. Querschnitte durch frühe (Fig. 37, 38) sowie durch ältere Stadien (Fig. 40, 41, 42) zeigen uns jedoch, dass die Mesodermfurche der Bauchplatte selbst sich nicht in den Kopf hinein fortsetzt und ergeben ferner keine Andeutung davon, dass das Mesoderm hier etwa durch Abspaltung vom Ectoderm gebildet sei. Hieraus geht wohl mit Sicherheit hervor, dass das Kopfmesoderm seinen Ursprung überhaupt nicht an Ort und Stelle nimmt, sondern dass es durch ein einfaches Auswachsen des ventralen Mesodermstranges in den Kopf hinein entstanden ist.

Wir haben bisher Querschnitte des Keimstreifens aus den verschiedensten Körperregionen kennen gelernt. Alle zeigten uns das Mesoderm als eine unpaare in der Medianlinie über dem Keimstreifen gelagerte Zellenmasse. Wenn wir daher den stark gekrümmten Keimstreifen einer *Aphis* aufrollen und von der Fläche ansehen könnten, so würde sich die gesammte Masse des Mesoderms über dem Keimstreifen als ein medianer Zellenstrang repräsentiren. Nach dem bisher gesagten und nach den Fig. 27, 28, 29 und 40 müsste man annehmen, dass er sich in derselben Form auch in den Kopftheil des Embryos fortsetzt; dem ist jedoch nicht so. In den Figuren 41 *a-c* führe ich eine Serie von Schnitten durch diesen Körpertheil vor, die frontal, d. h. parallel zur Schnittrichtung der Fig. 40 geführt sind. Der erste Schnitt Fig. 41 *a* ist durch die Gegend des ersten Körpersegments (vergl. Fig. 29) gegangen und zeigt allerdings, dass der Mesodermfortsatz des Kopfes in seinem Anfangstheil bis in die Gegend hinter dem Munde unpaar (Me_1) ist. Der nächste Schnitt, Fig. 41 *b* jedoch, der durch das zweite Segment gegangen ist, zeigt bereits, dass der Mesodermfortsatz nach beiden Seiten in zwei Lappen auseinandergewichen ist, welche der Zweitheilung der Scheitelplatte entsprechen und die Medianlinie des Kopfes frei lassen. In dem noch weiter nach hinten geführten Schnitt *c* ist das Mesoderm völlig verschwunden und nur rechts in der Figur ist noch ein kleiner Zipfel des linken Mesodermlappens getroffen.

Hiernach zeigt das Mesoderm von der Fläche folgendes Bild. Es zieht sich als ein medianer unpaarer Zellenstrang über die ganze Bauchplatte hin, setzt sich ebenso unpaar in den Kopf bis in den hintern Theil der Mundgegend fort, um sich dann in zwei Seitenlappen zu theilen, die später in die Antennenanlagen eintreten.

Die nächsten Veränderungen des Mesoderms gehen Hand in Hand mit der Segmentirung des Körpers. Diese beginnt damit, dass, wenn man den Embryo von der Bauchfläche ansieht, Querstreifen auf dem Keimstreifen auftreten, welche die ersten Andeutungen der Segmentgrenzen darstellen. Aus der Betrachtung eines medianen Längsschnitts durch ein solches Stadium (Fig. 29) geht hervor, dass diese Querlinien dadurch hervorgerufen werden, dass sich segmentweise das Ectoderm nach aussen vorwölbt und das Mesoderm in der Mitte des Segments eine bedeutende Verdickung erfährt, während es intersegmental zu einer dünnen Lamelle verjüngt wird, ja stellenweise sich ganz von den Segmentgrenzen zurückzieht. Diese Segmentirung des Körpers geht von vorne nach hinten vor sich, so dass man in Fig. 29 bereits sämmtliche Segmente des Kopfes und Rumpfes angelegt findet, während der absteigende abdominale Theil des Keimstreifens noch keine Spuren einer Segmentirung erkennen lässt.

Die weitere Entwicklung des Mesoderms studirt man am besten auf Querschnitten. In Fig. 43 hat dasselbe in dem oberen Keimstreif-Querschnitt bereits angefangen, sich mehr als früher über der Bauchplatte auszubreiten, während der darunter liegende Querschnitt durch den abdominalen Keimstreifen noch ganz die alten Verhältnisse aufweist. In Fig. 44 jedoch hat sich der mediane Mesodermstrang in zwei Hälften getrennt, die sich rechts und links von der Medianlinie angeordnet haben. Gleichzeitig ist hiermit jede Spur der Mesodermfurche verloren gegangen, ein Process, der in Fig. 43 bereits angebahnt wurde. Diese Trennung des medianen Mesodermstrangs in zwei Seitenhälften geht in gleicher Weise längs des ganzen Keimstreifens vor sich mit alleiniger Ausnahme des Kopf-Mesoderms, das von diesem Process ganz unberührt bleibt. Von der Fläche gesehen hat natürlich jetzt das Mesoderm ein ganz anderes Aussehen angenommen. Es stellt sich jetzt in Gestalt zweier symmetrischer Zellstränge dar, die beide parallel zur Medianebene verlaufen, in der Gegend des künftigen Mundes sich aber wieder vereinigen, um sich noch weiter nach vorne abermals in zwei Seitenlappen zu theilen. Vervollständigt wird diese Beschreibung durch den Zusatz, dass die beiden Mesodermstränge im Bereich der Bauchplatte entsprechend den Kör-

persegmenten segmentale Verdickungen und intersegmentale Verjüngungen zeigen.

In engster Verbindung mit diesen Veränderungen des Mesoderms schreitet die weitere Ausbildung der Segmente sowie die Bildung der Extremitätenanlagen weiter vor. Die Extremitäten entstehen auch bei *Aphis* als segmentweise auftretende Ectodermausstülpungen der seitlichen Theile des Keimstreifens. In Fig. 44 sind sie im ersten Stadium ihrer Entwicklung begriffen; wenn wir das Bild mit Fig. 43 vergleichen, finden wir, dass die äusseren Ränder der Bauchplatte sich nach aussen stark vorzuwölben beginnen und dadurch auf ihrer Innenseite eine Concavität schaffen, in welche das Mesoderm des betreffenden Segments hineinsinkt, diese Höhle als einfache Schicht auskleidend. In Fig. 45 ist die Ausstülpung bedeutend weiter gediehen; die concave Innenseite der vorigen Figur ist zu einem wohl ausgesprochenen Hohlraum geworden, der auf dem Querschnitt eine ungefähr dreieckige Gestalt hat. Da das Mesoderm dem Ectoderm dicht anliegt und dem Auswachsen des letzteren beständig folgt, macht es natürlich dieselben Faltungen des Ectoderms mit und ist in Folge dessen ganz in die Extremitätenausstülpung hineingesunken, so dass es die innere Wandung der Extremitätenhöhle bildet. Dieser vom Mesoderm umschlossene Hohlraum, der nur nach dem Innern des Körpers zu eine Oeffnung zeigt, stellt die erste Anlage der secundären Leibeshöhle dar.

In ganz derselben Weise entwickelt jedes Körpersegment ein Paar von Extremitäten, die jedoch im Abdomen nicht über die ersten Anlagen hinaus kommen, wie wir sie in Fig. 44, 46 $Kstr_2$ antreffen. Im Allgemeinen kann man wohl sagen, dass das Auftreten der Extremitäten von vorne nach hinten vor sich geht, jedoch scheinen mir hiervon die Thorakalextremitäten eine Ausnahme zu machen, die ein wenig den Kopfsegmenten voraus sind.

Aehnlich ist das Schicksal jenes Kopffortsatzes des Mesoderms. Der unpaare mediane, in der Gegend des Mundes gelegene Theil desselben (Fig. 29) wird beim Auftreten der Mundeinstülpung (Fig. 30, 31, 32, 34) nach vorne umgeschlagen und umschliesst hier dann vor dem Munde einen ähnlichen Hohlraum, wie wir das bei den Extremitäten gesehen haben. Auch dieser Hohlraum stellt einen Theil der secundären Leibeshöhle dar und zeigt ebenfalls nach dem Körperinnern zu eine Oeffnung. Fig. 34 *b* zeigt das Stomadäum mit der davor liegenden unpaaren Mesodermhöhle des Kopfes im Querschnitt. Da gleichzeitig mit dem Auftreten des Stomadäums das vor dem Munde gele-

gene Ectoderm sich zu dem unpaaren Vorderkopf (*vk* Fig. 30, 31, 32, 34) auszieht, sinkt auch dies unpaare Kopfmesoderm sammt der von ihm umschlossenen Leibeshöhlenanlage mit in die Ausstülpung des Vorderkopfes hinein.

Die Antennen treten etwas später auf als die Mundextremitäten; sie entstehen präoral und zwar ebenfalls durch Ausstülpung des Ectoderms. Sie nehmen die beiden Seitenlappen des Kopfmesoderms in sich auf, welche in jeder Antenne gleichfalls einen als Leibeshöhle zu deutenden auf einer Seite offenen Hohlraum umschliessen.

Die Anlage der secundären Leibeshöhle geschieht also bei unsern Blattläusen nicht, wie das bei den meisten bisher in ihrer Entwicklung genauer bekannt gewordenen Insecten der Fall ist, indem innerhalb eines mehrschichtig gewordenen Mesoderms segmentweise Spalträume auftreten, die zu einer allseitig begrenzten Segmenthöhle auswachsen, sondern dadurch, dass in Folge der Extremitätenbildung die einfache Zellschicht des Mesoderms gleichfalls eine Faltung erfährt, wodurch Hohlräume entstehen, die nach dem Innern des Körpers zu eine spaltförmige Oeffnung zeigen. Bei *Aphis* werden demnach die ersten Spuren der von den Anneliden ererbten Leibeshöhle erst innerhalb der Extremität sichtbar. Am meisten Aehnlichkeit hat dieser Bildungsmodus noch mit der von Patten (40) bei den Phryganiden beschriebenen Verhältnissen.

Solcher nur theilweise geschlossener Segmenthöhlen existiren demnach im Kopf des Embryos im Ganzen neun; zwei in den Antennen, eine im Vorderkopf, sechs in den Mundextremitäten. Ebenso wohl ausgebildet sind die Segmenthöhlen in den drei Paar Extremitätenanlagen des Thorax. Anders im Abdomen. Da die abdominalen Extremitäten der Vorfahren im Aphidenembryo nur durch ganz leichte Vorwölbungen der Bauchplatte angedeutet werden (Fig. 44, 46 $Kstr_2$), kommt es hier zur Bildung so vollständig umgrenzter Segmenthöhlen überhaupt nicht. Schwache Andeutungen derselben erkennt man im Abdomen nur in der Concavität des die Extremitätenrudimente auskleidenden Mesoderms (Fig. 46 Me_1).

Die zusammenhängende vollständige Leibeshöhle wird nun dadurch gebildet, dass das in den Extremitäten gelegene Mesoderm weiter auswächst. Hierbei schiebt sich die ventrale Mesodermlamelle von den gegenüberliegenden Extremitäten her über das Bauchmark hinweg, welches noch lange dem Ectoderm unmittelbar anliegt, bis die gegen einander wachsenden Mesodermlamellen in der Medianebene des Körpers zusammentreffen und verschmelzen.

In ähnlicher Weise kommt auch an der Dorsalseite des Körpers ein Peritoneum zu Stande. In dem gleichen Maasse, wie das Ectoderm sich weiter nach oben ausdehnt, um den Rücken des Embryos zu bilden, rücken auch die dorsalen Mesodermwände der in den Extremitäten gelegenen Segmenthöhlen weiter vor, so dass mit dem Schluss des Rückens auch die Leibeshöhle allseitig geschlossen würde, wenn nicht schon vorher das Peritoneum eine vollständige Umwandlung erführe.

Dass die Peritonealhöhle des Darms nicht in der Weise und auch nicht zu so früher Zeit entsteht, wie Witlaczil es angiebt, wurde schon erwähnt. Sowohl der Mitteldarm wie die beiden ectodermalen Einstülpungen, welche Enddarm und Munddarm bilden, sind von Anfang an ganz ohne jeden Mesodermüberzug. Derselbe tritt erst nachträglich auf und zwar geht seine Bildung, wie das ja auch nach Witlaczil's Darstellung zutreffend wäre, von zwei Punkten, vom Munde und vom After, aus. Sobald die aus den Extremitäten sowie aus den Antennen und dem Vorderkopf heraustretenden Mesodermlamellen beim Mund und After auf einander stossen, schieben sie sich beim weiteren Wachsthum über den Darmtractus und überziehen somit allmählich den ganzen Darm mit einer Haut, die zur Peritonealhülle des Darms wird.

In der so gebildeten secundären Leibeshöhle liegen ausser dem Darm noch die Zellen des in Bildung begriffenen Fettkörpers, der secundäre Dotter sowie die Keimdrüsen, welche aber sämmtlich des peritonealen Ueberzugs entbehren. Die erst später angelegten aus einer Ectodermeinstülpung hervorgehenden Ausführgänge des Geschlechtsapparates werden dagegen vom Mesoderm überzogen.

Das Bauchmark liegt anfangs dem Ectoderm unmittelbar an; erst relativ spät entsteht zwischen beiden ein Zwischenraum, in den Mesoderm und Fettkörperelemente hineindringen.

Wir haben gesehen, dass schon vor dem Auftreten der eben beschriebenen Leibeshöhle eine andere primäre Leibeshöhle existirte, die vielleicht als eine Furchungshöhle aufgefasst werden kann. Die Wandungen dieser primären Leibeshöhle wurden einerseits vom Keimstreifen, andrerseits von Scheitelplatte und Serosa gebildet und umschlossen jene entodermalen Wanderzellen, aus denen sich später Mitteldarm, Fettkörper und Blut bildet. Wir sahen aber, dass diese ursprüngliche Leibeshöhle nicht von Bestand war, dass sie einer secundären Leibeshöhle Platz macht, welche, wenn auch in stark veränderter Form, von den Anneliden ererbt wurde. Sie wird segmental

angelegt und besitzt rein mesodermale Wandungen. Auch diese Leibeshöhle ist vergänglich, indem ihre Wandungen, die allein den Character einer Höhle bedingen können, dem Zerfall anheim fallen. Das tritt wahrscheinlich schon ein, bevor sich das Peritoneum dorsal vollständig geschlossen hat. Wenigstens konnte ich nie Bilder erhalten, die ein continuirliches Rückenperitoneum zeigten, während der ventrale Schluss sich constatiren liess. Der Zerfall wird dadurch herbeigeführt, dass sich die Mesodermelemente in Gruppen und Zellreihen anordnen, die sich zu den Muskeln umbilden. Die Rolle, welche früher das Peritoneum übernahm, vertritt jetzt der Fettkörper. Derselbe dringt überall zwischen die Muskelanlagen hindurch und legt sich der Hypodermis dicht an, wie es auch im fertigen Thier (Fig. 51) der Fall ist. Der Hohlraum, den der Fettkörper umgiebt, stellt die definitive Leibeshöhle dar.

Nur die Peritonealhülle des Darmes behält ihren ursprünglichen Character bei; man sieht dieselbe daher (Fig. 50) am Mund und After ganz plötzlich aufhören.

Wie erwähnt, werden die Mesodermelemente des zerfallenden Peritoneums zum Aufbau der Muskeln verwandt. Dieselben legen sich, wie das schon von Metschnikoff, Weismann und Bütschli geschildert wurde, reihenweise aneinander (Fig. 49) und lassen schon bei dieser Anordnung im Grossen und Ganzen die Form des fertigen von Segmentgrenze zu Segmentgrenze ziehenden Längsmuskels erkennen. Die Zellenleiber verschmelzen mit einander, und allmählich tritt die Differenzirung in Muskelsubstanz ein. Obwohl ich auch in die Details des Vorganges eingegangen bin, vermeide ich doch eine ausführliche Schilderung, weil meine Resultate noch der Controle an andern Objecten bedürfen. Die Muskeln der fertigen *Aphis* (Fig. 51) zeigen dadurch ein characteristisches Aussehen, weil ihr Sarcolemma (dessen Bedeutung als Sarcolemma mir aber nach der Genese zu urtheilen nicht ganz zweifellos ist) eine ausserordentliche Mächtigkeit erlangt und bewahrt und innerhalb der contractilen Substanz Spuren von Myoblasten nicht mehr nachzuweisen sind.

Ueber die Entstehung des Herzens sind meine Untersuchungen ziemlich dürftig. Soviel ich jedoch sehen konnte, entsteht dasselbe nicht, wie das nach Witlaczil der Fall sein soll, als ein Strang von Mesodermzellen, der anfangs solide ist, durch Theilung seine Zellen vermehrt und indem er sich aushöhlt, wahrscheinlich die Blutkörperchen entstehen lässt. Auch ich fand das Herz bereits auf einem Stadium angelegt, das dem Stadium XXVII oder XXVIII Witlaczil's

entspricht. Das Herz war aber zu dieser Zeit kein einfacher Zellenstab, sondern ein hohles Rohr, dessen ausserordentlich zarte Wände aus ganz flachen Zellen gebildet werden (Fig. 50) und von WITLACZIL übersehen wurden. Das Lumen dieses Rohres fand ich nun ganz vollgepfropft mit amöboiden Blutzellen, die so auffallend den aus dem Dotter ausgetretenen Entodermzellen glichen, dass ich kein Bedenken trage, sie von diesen abzuleiten. Ich zweifle um so weniger an der Richtigkeit einer derartigen Ableitung, als sich zu dieser Zeit überall in der Leibeshöhle in den Lücken zwischen den verschiedenen Organen einzelne amöboide Blutzellen herumtreiben, die wohl nur als ausgewanderte Dotterzellen aufgefasst werden können. Auf dem in Fig. 50 gegebenen Längsschnitt bemerkte ich unterhalb der eigentlichen Gefässwand noch eine zweite Hülle, die nach hinten in die Wandung des Herzens überzugehen schien, über deren Entstehung ich aber ebensowenig sagen kann wie über jene Vorgänge, die zur ersten Anlage des ganzen Herzens führen.

Ich schliesse hier die Schilderung der Anlage der Geschlechtsorgane an, obwohl der mesodermale Character derselben mehr als zweifelhaft ist.

Polzellen, wie sie bei andern Insecten beobachtet sind, kommen bei den Aphiden nicht vor. Trotzdem werden die Geschlechtsdrüsen schon zu ausserordentlich früher Zeit angelegt. Bezüglich des Zeitpunkts ihrer Entstehung ist zu merken, dass sie nie früher auftreten als bis der Keimstreif in seiner ersten Anlage vorhanden ist und dass sie stets vor dem Mesoderm auftreten. Damit ist der Zeitpunkt ihres Erscheinens ziemlich genau festgelegt.

Zu der Zeit, wo die Zellen des cylindrischen Keimstreifens noch einen indifferenten Character zeigen und noch keine Spur einer beginnenden Mesodermbildung erkennbar ist, fangen eine Anzahl jener Zellen, welche den oberen Theil der verdickten Cylinderwand bilden, an, an Grösse besonders zuzunehmen (Fig. 15) und sich durch Theilung lebhaft zu vermehren (Fig. 16). Diese vergrösserten Zellen stellen die erste Anlage der Keimdrüsen dar. Dieselben liegen in der Medianebene des Körpers als ein unpaarer, anfangs ziemlich unregelmässiger Zellencomplex (Fig. 15, 18, 19), der sich jedoch früher oder später (Fig. 16, 17, 24) zu einem rundlichen Körper abrundet, dessen Elemente sich durchweg etwas matter färben als die Zellen des Keimstreifens und des späteren Mesoderms.

Erst nach der Anlage der Genitalzellen tritt das Mesoderm auf, sodass in Folge dessen die Geschlechtsanlage bald nicht mehr dem

Ektoderm des Keimstreifens dicht anliegt, sondern beide durch eine Lage von Mesodermzellen geschieden werden (Fig. 24*ff*.)

Obwohl nun in manchen Fällen (Fig. 18, 19) die jungen Mesodermzellen der Gestalt nach den polyëdrischen Geschlechtszellen ausserordentlich gleichen, so lässt doch der verschiedene Grad der Färbung (Fig. 19) beide stets wohl von einander unterscheiden. Je älter der Embryo wird, desto mehr tritt auch eine Grössendifferenz zwischen beiden hervor, indem die Mesodermzellen schnell durch Theilung kleiner werden, die Genitalzellen aber ihre ursprüngliche Grösse bewahren.

Die frühe Entstehung der Geschlechtsanlage macht es ziemlich unmöglich, über ihre Zugehörigkeit zu einem der drei Keimblätter zu entscheiden. Der Umstand, dass ihre Zellen nicht wie das Mesoderm innerhalb der Mesodermfurche durch Invagination entstehen, scheint mir einen bestimmt mesodermalen Character auszuschliessen. Da sie direct aus der Umwandlung gewisser Zellen des Keimstreifens hervorgehen, kann man sie mit viel mehr Recht als Ectodermgebilde in Anspruch nehmen. Ich glaube jedoch, wir haben es hier mit indifferenten Elementen zu thun, die, auf der Uebergangsstelle der drei Keimblätter in einander gelegen, keinem derselben direct zuzurechnen sind. Eine solche Anschauungsweise würde am besten mit der Entstehung der Geschlechtsdrüsen bei andern Insecten aus Polzellen harmoniren, die ja bereits auftreten, bevor überhaupt von Keimblättern die Rede sein kann.

Die hier gegebene Darstellung von dem Auftreten der Geschlechtsanlage entspricht im Ganzen den Angaben, welche bereits von Metschnikoff und Witlaczil gemacht sind. Der letztere lässt jedoch die Genitalzelle aus der Theilung einer einzigen Zelle hervorgehen, die sich vom Keimstreifen ablöst, rapid wächst und sich durch Theilung vermehrt. Witlaczil will nämlich manchmal nur eine grosse Zelle an jener Stelle gefunden haben, an der bei andern Embryonen eine grössere Anzahl kleiner Genitalzellen gelegen war, und vermuthet deshalb, dass diese durch Theilung aus jener grossen Zelle entstanden sind. Obwohl nun ein solcher Ursprung mir aus theoretischen Gründen sehr wohl zusagen würde, habe ich doch keinerlei Anhalt für diese Anschauung gefunden. Nie fand ich eine einzelne Genitalzelle, sondern immer gleich mehrere vor, so dass ich der Angabe Witlaczil's kein grosses Vertrauen entgegenbringen kann, trotzdem ja die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass ich gerade das kritische Stadium ver-

passt habe, obwohl das bei der grossen Zahl der untersuchten Embryonen kaum verständlich wäre.

Betreffs der weiteren Entwicklung der Genitalanlagen kann ich den Angaben meiner beiden Vorgänger wenig Neues hinzufügen. Die ursprünglich rundliche Geschlechtsanlage wächst besonders in die Quere und nimmt an Embryonen, deren Mitteldarm sich anzulegen beginnt, die Gestalt einer hufeisenförmig gebogenen Wurst an, deren freie Hörner nach hinten sehen. Wie ein Querschnitt durch den vorderen Theil der Anlage (Fig. 46) zeigt, erfährt dieselbe gleichfalls eine leichte Krümmung ventralwärts. Hierauf zerfällt die ganze Genitalanlage gleichzeitig in eine Summe rundlicher Zellhaufen, welche sich jederseits von der Medianebene des Körpers zu gleichen Theilen anordnen und die jungen Endfächer darstellen. Diese erweisen sich bereits mit einem Epithelüberzug versehen, über dessen Ursprung ich nur soviel mit Bestimmtheit sagen kann, dass er nicht vom Mesoderm geliefert wird, also kein Peritonealepithel ist, wie Brass (8) vermuthete. Diese epitheliale Hülle zieht sich nach vorne in die Endfächer, nach hinten in die Ausführgänge aus, die anfangs noch ohne Lumen, jederseits zu einem gemeinsamen Eileiter zusammenfliessen, welcher sodann mit einer unterhalb der Afteröffnung auftretenden unpaaren Ektodermeinstülpung in Verbindung tritt.

Witlaczil hat aus meiner Arbeit über die Bildung des Eies und Blastoderms bei den Aphiden herausgelesen, dass ich mit Brass die äussere Hülle des Endfachs sowie der späteren Eiröhre für peritoneales Gewebe halte. Ich möchte gegenüber einer solchen Behauptung doch darauf hinweisen, dass der betreffende Autor hier nicht ganz dem Sinne gemäss referirt hat. Ich habe mich vielmehr, da ich die Entstehung dieser Hülle nicht beobachten konnte, etwas vorsichtiger ausgedrückt, als Witlaczil das zu thun pflegt. Ich sage über diese Hülle wörtlich folgendes: „Ueber den Ursprung der Zellen des Epithels kann ich leider keine Angaben machen, so dass ich in Folge dessen auch nicht sagen kann, ob sie dem Eiröhrenepithel der übrigen Insecten entsprechen oder nicht. Die Ansicht von Brass, der diese Zellschicht als ein peritoneales Epithel bezeichnet, weil sie seiner Meinung nach der Hülle der Malpighi'schen Gefässe, des Darms und der Tracheen etc. entspricht, scheint mir sehr viel für sich zu haben. Besonders spricht der Umstand sehr für ihn, dass diese Schicht auch das ganze Eifach mit überzieht, sich direct in den Endfaden fortsetzt und schon zu einer Zeit angelegt und als Umhüllungsschicht scharf von dem Inhalt des Endfachs abgegrenzt ist, wo von dem ganzen im spätern

Alter vielkammerigen Ovarium erst die Endkammer allein besteht.“ Dass hiermit nur gesagt sein kann, dass auch die Brass'sche Ansicht nicht so leicht von der Hand zu weisen, sondern einstweilen noch im Auge zu behalten ist, geht ohne Weiteres aus meinen folgenden Worten hervor: „Aber obwohl das alles ganz von den Verhältnissen beim Eiröhrenepithel anderer Insecten abweicht, so kann doch nur die Genese hier entscheiden. Diese ist bisher nur von Metschnikoff verfolgt worden, und nimmt dieser Forscher diese Zellenlage als Eiröhrenepithel in Anspruch. Für seine Ansicht scheint mir jedenfalls zu sprechen, dass die Wand des Ovariums in physiologischer Beziehung vollkommen als Eiröhrenepithel fungirt. So lange deshalb nicht eine Arbeit vorliegt, die an der Hand der Entwicklungsgeschichte dieser Zellschicht das Gegentheil beweist, verlasse ich mich auf die Untersuchungen von Metschnikoff etc.“

Wenn ich nun auch den von Brass angenommenen peritonealen Ursprung des Epithels aus dem Kreis der Möglichkeiten ausschliessen kann, so habe ich doch auch jetzt noch keine bestimmten Anhaltspunkte für die Ableitung der betreffenden Zellschicht gewonnen. Wenn Witlaczil angiebt, dass die peripheren Keimzellen sich abplatten und zu der Epithelschicht aneinanderlegen sollen, so ist das eben eine Vermuthung, die erst durch detaillirtere Angaben und durch Abbildungen gestützt sein will. Wenn die Epithelzellen sich wirklich von den Keimzellen herleiten, was ja am wahrscheinlichsten ist, so kann das sicher nicht in der Weise geschehen, wie Witlaczil es angiebt. Für eine directe Umwandlung von Keimzellen in Epithelzellen sind die letzteren gleich bei ihrer ersten Entstehung (Fig. 31, 33) viel zu klein; auch müsste man auf Stadien, die der Epithelbildung unmittelbar vorhergehen (Fig. 46), eine Abplattung der peripheren Keimzellen wahrnehmen können, was mir jedoch nie zu sehen gelang.

Wenn ferner Witlaczil für die viviparen Aphiden das Vorhandensein jener gemeinhin als „Dottersträngе“ bezeichneten Gebilde, welche die jungen Eier mit den Endfächern verbinden, läugnet, trotzdem meine Zeichnungen Schnitten entnommen sind, die absolut klare Bilder geben, so thut mir das zwar sehr leid, kann mich aber nach dem, was unser Autor sonst noch alles übersehen hat, nicht so sehr Wunder nehmen, als das sonst vielleich der Fall wäre.

3. Die Bildungen des Ectoderms.

Ausser den Leitungswegen für die Geschlechtsproducte sowie dem Munddarm und Enddarm liefert das Ectoderm noch die Tracheen, die

Speicheldrüsen, die Haut mit ihren cuticularen Bildungen, Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Trachcen treten in bekannter Weise als Ectodermeinstülpungen auf. Ebenso die Speicheldrüsen, welche als paarige Hauteinstülpungen zwischen dem dritten und vierten Segment angelegt werden. Die kolbige, später zweilappige Endanschwellung (Fig. 35) derselben wird zur eigentlichen Drüse, der röhrenförmige Theil zum Ausführgang. Ursprünglich mündet jede Drüse gesondert nach aussen, später entsteht durch secundäre Einsenkung der Ausmündungsstelle ein kurzer unpaarer und gemeinsamer Ausführgang. Ueber die Hypodermis ist etwas besonderes nicht zu sagen, da Hautdrüsen bei *Aphis pelargonii* Kalt. fehlen.

Von allen Ectodermgebilden das morphologisch interessanteste ist das Nervensystem. Obwohl dasselbe überall bei den Insecten aus der Scheitelplatte und der eigentlichen Anlage für das Bauchmark entsteht, stehen doch bei ihnen und sogar bei *Peripatus* beide Anlagen räumlich und zeitlich in so unmittelbarem Zusammenhang, dass sie mehr oder weniger als eine einheitliche Anlage erscheinen. Das ist bei *Aphis* ganz anders; grade in diesem Punkte hat sie ihr von den Anneliden erworbenes Erbtheil mit einer solchen Zähigkeit und in solcher Ursprünglichkeit bewahrt, wie man das gar nicht bei den Insecten erwarten sollte.

Die Scheitelplatte, welche die Anlage für das Hirn umfasst, entsteht bei *Aphis* schon während des Gastrulastadiums, also bereits zu einer Zeit, wo vom Keimstreifen überhaupt noch nichts angelegt ist. Damit ist aber ein Gegensatz zwischen Hirn und Bauchmark, Kopf (präoralem Abschnitt) und Rumpf gegeben, wie er selbst bei den Anneliden nicht schärfer hervortreten kann. Da die Scheitelplatte von *Aphis* genau am Scheitelpol der Gastrula ihre Entstehung nimmt, erscheint sie als ein der Scheitelplatte der Würmer völlig homologes Gebilde, aus dem sogar in beiden Fällen dieselben Organe hervorgehen. Ferner gestattet dieser Umstand, die Aphidengastrula mit einer typischen Wurmlarve zu vergleichen, nur dass es wegen des Mangels der für die Anneliden so characteristischen Bewimperung schwer ist, diesen Vergleich bis ins Einzelne durchzuführen.

Erst ganz allmählich rückt in Folge von Wachsthumsdifferenzen innerhalb des Blastoderms die Scheitelplatte nach abwärts, bis sie schliesslich ihre definitive Lage am untern Eipol erlangt. Das Hirn bildet sich aus ihr in bekannter Weise durch einfache Abspaltung, nachdem schon lange zuvor die Scheitelplatte sich in zwei Scheitel-

lappen getheilt hat, die, wie Witlaczil es richtig beschreibt, noch wieder Lappen niederer Ordnung erkennen lassen. Jene paarigen, von Hatschek (21) bei Lepidopteren entdeckten Ectodermeinstülpungen, welche mit in die Bildung des Hirns eingehen sollen, konnte ich bei *Aphis* nicht auffinden; wenn es auch nicht unmöglich wäre, dass sie den Aphiden fehlen, so halte ich es vorläufig doch für wahrscheinlicher, dass sie mir nur wegen der starken Krümmung der Embryonen auf den Schnitten nicht in erkennbarer Weise entgegentraten.

Das Bauchmark entsteht bei *Aphis* gesondert vom Hirn, was ohne Weiteres daraus hervorgeht, dass der Keimstreif, der doch die nothwendige Vorraussetzung für die Anlage des Bauchmarks ist, selbst erst viel später angelegt wird, als die Scheitelplatte. Auch nach der Anlage des Keimstreifens dauert es noch geraume Zeit, bis zum Auftreten des Stomadäums und dem Beginn der Extremitätenbildung, ehe die Anlage eines Bauchmarks durch die grössere Dicke der medianen Theile des Keimstreifens erkennbar wird. Während zu der Zeit, wo das Hirn in Form einer Scheitelplatte angelegt wurde, die gesammte Embryonalanlage durch ein überall einschichtiges Blastoderm repräsentirt wurde, von dem sich die Scheitelplatte lediglich als eine verdickte Stelle, bedingt durch palissadenartig gewordene Zellen, abhob, ist in dem Stadium, in dem das Bauchmark auftritt, die Embryonalanlage, d. h. Scheitelplatte und Keimstreif, bereits mehrschichtig geworden, bei welchem Process ebenfalls die Scheitelplatte (Fig. 28, 29, 37, 38) bedeutend vorangeht. Dass es nun nicht die Mehrschichtigkeit des Keimstreifens an und für sich ist, welche das Hervortreten der Anlage des Bauchmarks bedingt, geht ohne Weiteres aus Fig. 41, *a—c* in Fig. 42 hervor. Wohl lässt hier der Keimstreif verschiedene Zellenlagen über einander erkennen, nichts destoweniger kann hier von einer Anlage des Bauchmarks deshalb noch nicht gesprochen werden, weil der Keimstreif auf dem Querschnitte nach wie vor eine gleichmässig dicke Platte darstellt, an der noch keinerlei Formendifferenz zwischen den seitlichen zu Extremitäten werdenden und dem mittleren zum Bauchmark werdenden Theil hervortritt. Diese Formendifferenz tritt erst, wie in Fig. 44, mit dem Beginn der Extremitätenbildung hervor, um dann immer deutlicher zu werden.

Im Uebrigen verläuft die Bildung des Bauchmarks sowie bei andern Insecten. Auch bei *Aphis* geht dasselbe aus zwei Seitensträngen und einem Mittelstrang hervor. Die Seitenstränge, welche zu beiden Seiten der Medianebene des Körpers als mächtige Ectodermverdickungen entstehen, zeigen sich anfangs sehr wenig von

einander abgegrenzt (Fig. 44). Erst nachdem sie sich vom Ectoderm abgelöst haben, werden sie durch das Auftreten des Mittelstranges scharf von einander geschieden.

Der Mittelstrang tritt, wie gesagt, erst auf, nachdem sich Seitenstränge und Ectoderm von einander gesondert haben. Er entsteht als eine tiefe unpaare und mediane Einstülpung des Ectoderms, welche (Fig. 45, 46, 47) mit deutlichem, spaltförmigem Lumen versehen, in ihrem oberen Drittheil aber solide ist.

Betreffs der Entstehung des Mittelstranges muss ich eines Umstandes erwähnen, über dessen allgemeine Bedeutung ich nichts sagen kann, den ich jedoch besonders anführe, weil er event. von grösster Bedeutung sein kann. Wenn auch der Mittelstrang als Einstülpung erst entsteht, nachdem es zwischen dem Ectoderm und den Seitensträngen zur Trennung gekommen ist, macht sich die Zellenmasse, welche bei der Bildung des Mittelstranges besonders zur Verwendung kommen muss, doch schon lange vorher bemerkbar. In den Figuren 39, 40 bemerken wir in der Mittellinie der ventralen Seite des Keimstreifens eine keilförmige Zellenmasse (*mstr*), deren Kerne eine characteristische Stellung zeigen und sich ebenso intensiv färben, wie das bei den Kernen des Mesoderms der Fall ist. Dieser mediane Zellenstrang, der zuweilen (Fig. 43, 44) allerdings vermisst wurde, gewöhnlich sich aber sehr deutlich bemerkbar machte, scheint in der That eine merkwürdige Beziehung zum Mesoderm zu haben. Wenn wir die Fig. 38 ansehen, in der das Mesoderm gerade in der Bildung begriffen ist, so hat es hier den Anschein, als ob ein kleiner Theil der mesodermalen Zellenmasse von der Hauptmasse abgeschnürt wird und im Ectoderm zurückbleibt. Wenn wir mit diesem Bilde die Fig. 42 vergleichen, in der die Verbindung zwischen dem Mesoderm und dem erwähnten medianen Zellenstrang ausnahmsweise lange erhalten geblieben ist, so kann man wohl zu der Vermuthung kommen, dass die Zellen, welche später zur Bildung der Medullareinstülpung verwandt werden, einen gewissen mesodermalen Character an sich tragen, dass sie als Mesodermzellen aufzufassen sind, welche bei der Invagination des Mesoderms im Ectoderm zurückblieben. Wenn eine derartige Beziehung des Mittelstranges zum Mesoderm, wie ich sie hier auf Grund der mir vorliegenden Bilder vermuthungsweise aufgestellt habe, sich wirklich bestätigen sollte, so würde das allerdings ein Umstand von grösster Wichtigkeit sein. Allein es ist ebensowohl möglich, dass hier nur zufällige Erscheinungen vorliegen, da in den Figuren 43 und 44 noch nichts von dem medianen Zellstrang zu erkennen ist.

Die Ablösung des Nervensystems vom Ectoderm tritt ziemlich gleichzeitig im Hirn wie im Bauchmark ein. Nur seitlich bleibt das Hirn, wie schon Wrzlaczil es richtig beschreibt und abbildet, mit der Haut in Verbindung, indem jederseits an einer Stelle des hinteren Randes die Trennung von Haut und Hirn unterbleibt. Dieser unveränderte Theil der Scheitelplatte wird zum Auge, die Verbindung desselben mit dem Hirn zum Opticus.

Während des Embryonallebens ist das Nervensystem jedenfalls das ansehnlichste Organ des ganzen Embryos. In den spätesten Stadien der Embryonalentwicklung jedoch tritt das Bauchmark mehr und mehr den andern Organen gegenüber in den Hintergrund, indem es nicht nur relativ, sondern auch absolut kleiner wird. Ausserdem macht sich an älteren Stadien eine zunehmende Concentration bemerkbar. Die drei ersten Ganglienpaare verschmelzen mit einander zum Unterschlundganglion (Fig. 31), ebenso verschmelzen später alle dahinter liegenden Rumpfganglien zu dem äusserlich völlig ungegliederten definitiven Bauchmark, welches nur noch an Längsschnitten die Spuren der ehemaligen Gliederung erkennen lässt. Man findet aber auch auf dem Schnitt nur noch vier Ganglienpaare angedeutet, von denen die ersten drei den drei Thorakalganglien, das letzte dagegen sämmtlichen verschmolzenen Abdominalganglien entspricht.

V. Die Bedeutung des präoralen Abschnitts.

Nachdem wir die Entstehung der einzelnen Organsysteme und auch die Unterschiede kennen gelernt haben, welche sich hinsichtlich der Entstehung von Bauchmark und Hirn bemerkbar machen, komme ich zum Schluss noch einmal auf die Bedeutung jenes vor dem Munde gelegenen Theils des Kopfes, des präoralen Abschnitts zu sprechen. Dass derselbe nicht einfach als das erste und älteste Körpersegment bezeichnet werden darf, erhellt schon daraus, dass sich in einem solchen Falle dieses erste Segment ganz verschieden von den übrigen Segmenten verhielte, indem es kein Mesoderm bildet und keine den übrigen vergleichbaren Extremitäten entwickelt.

Der präorale Abschnitt ist überhaupt kein den übrigen vergleichbares Segment; er ist lange vor dem Auftreten der Segmente bereits in scharfer Abgrenzung angelegt und kann nur dem gesammten Rumpf gegenübergestellt werden. Er entsteht, wie wir gesehen haben, aus der verdickten, nicht zur Bildung der Serosa verwandten Blastodermhälfte, die in ihrem oberen Abschnitt die verdickte Scheitelplatte trägt.

Bei *Aphis* ist dieser Gegensatz zwischen präoralem Abschnitt und Rumpf so ausgeprägt, wie wir ihn erst bei den Anneliden wiederfinden. Der präoral Abschnitt entsteht bereits, bevor überhaupt vom Rumpf irge a etwas angelegt ist. Während der in die Bildung des Rumpfes eingehende Keimstreif in das Innere invaginirt wird, bleiben diejenigen Theile, welche den präoralen Abschnitt darstellen, stets äusserlich liegen; Rumpf und präoraler Abschnitt sind daher von vornherein durch eine scharfe Knickung von einander abgesetzt. Ferner findet im präoralen Abschnitt keine Mesodermbildung statt, sondern er wird vom Rumpf aus mit Mesodermfortsätzen versehen; er entwickelt keine Extremitäten, ist aber durch den Besitz von Augen ausgezeichnet; das Hirn, welches aus der Scheitelplatte, einem Theil des präoralen Abschnitts, hervorgeht, entsteht viel früher als das Bauchmark und vollständig unabhängig von demselben.

Da die Theile des Blastoderms, welche in die Bildung des präoralen Abschnitts eingehen, in der Gastrula genau dieselbe Lage zum Blastoporus einnehmen, wie das bei einer typischen Annelidenlarve der Fall ist, da ferner aus ihnen in beiden Fällen die gleichen Bildungen hervorgehen, so ist der präorale Abschnitt von *Aphis* vollkommen homolog dem präoralen Lappen der Würmer.

Ich brauche kaum zu sagen, dass diese Auffassung auch auf die übrigen Insecten Anwendung findet, bei denen der ursprüngliche Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf stark verwischt ist.

Rostock, den 18. December 1887.

Tafel-Erklärung.

Durchgehende Bezeichnungen.

Am, Amnion
Blp, Blastoporus, Prostoma
Blst, Blastoderm
Bm, Bauchmark
Dk, Dotterkanal
Ec, Ectoderm
En, Entoderm
ep, Follikelepithel
e D, Enddarm
F, Fettkörper
G, Geschlechtsanlage
H, Herz
Hp, Hypodermis
K Se, Kopfserosa
Kstr, Keimstreif
Kstr$_1$, aufsteigender } Theil desselben
Kstr$_2$, absteigender }
m, Muskel
m D, Mitteldarm
Me, Mesoderm
Mf, Mesodermfurche
mstr, Mittelstrang
O, Mundöffnung
pe, Peritonealhülle
p D, primärer Dotter
s D, secundärer Dotter
Se, Serosa
Sp, Scheitelplatte
spdr, Speicheldrüse
sstr, Seitenstrang
v D, Vorderdarm
v K, Vorderkopf.

Taf. I. *Aphis pelargonii*.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein Ei mit etwa 8 Embryonalkernen, sämmtlich in Theilung auf dem Wege der Karyokinese.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein älteres Stadium. Die Kerne zeigen Spindel- und Tonnenform. Die Plasmarinde am untern Eipol sehr dünn.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein noch weiter fortgeschrittenes Ei. Das Blastoderm ist angelegt und hat nur den untern Eipol freigelassen, von dem sich auch die Plasmarinde vollkommen zurückgezogen hat. Die Zelle im Innern des primären Dotters ist nicht zu verwechseln mit den späteren kleineren Entodermzellen, sondern sie ist ein Blastodermelement, das noch nicht die Oberfläche erreicht hat. Von der

rechten Blastodermseite aus ragen einige Zellen in das Eilumen vor; es sind Blastodermzellen, die eben das Blastoderm erreicht haben, aber noch nicht völlig von demselben aufgenommen sind.

Fig. 4—8. Längsschnitt durch Gastrulastadien.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein Gastrulastadium. Die Umwandlung des hellen primären Dotters in den dunklen secundären Dotter hat sich hier aussergewöhnlich früh vollzogen. Noch aber ist die Gastrula mit dem Follikelepithel, der Ursprungsstätte des secundären Dotters, durch einen soliden Strang von Dottersubstanz verbunden.

Fig. 10, 11 stellen abnorme Eier dar, bei denen die eigenthümliche Verbindung zwischen Ei und Follikelepithel nicht zu Stande gekommen ist. In Folge dessen ist hier auch die Einwanderung von secundärem Dotter unterblieben und hat sich ferner der Keimstreif in abweichender Form angelegt.

Fig. 12. Ein ebensolches Ei, indem nur die dunklen Entodermzellen eine bedeutende Grösse erlangt und sich gegen einander abgegrenzt haben.

Fig. 13 a und b. Zwei Querschnitte durch ein Stadium, wie es etwa die Figur 15 darstellt. Der Schnitt a ist durch den unteren, der Schnitt b durch den obern Theil des invaginirten Cylinders geführt.

Fig. 14—18. Sagittale Längsschnitte durch Embryonen, welche den invaginirten Keimcylinder in verschiedenem Grade der Ausbildung zeigen. In Fig. 18 ist der Embryo im Begriff, sich von der Wand des Follikelepithels, mit welcher er eine Zeit hindurch fest verbunden war, wiederum abzulösen.

Taf. II.

Fig. 19, 20 von *Aph. saliceti* die übrigen von *Aph. pelargonii*.

Fig. 19. *Aph. saliceti.* Sagittalschnitt. Die eine Hälfte des Blastoderms hat sich zu einer dünnen Haut, der Serosa, verjüngt.

Fig. 20. Frontalschnitt durch ein gleichaltriges Stadium. Der Schnitt ist in seiner ganzen Länge nur durch den serösen Theil des Blastoderms gegangen. Da die Schnittebene senkrecht zu der der vorigen Fig. steht, müssen natürlich die beiden gegenüberliegenden Wände des Keimcylinders dieselben Verhältnisse aufweisen.

Fig. 21. *Aph. pelargonii.* Sagittalschnitt. Die Figur illustrirt die Einwanderung des secundären Dotters vom Follikelepithel her. Der Dotter ist etwa zur Hälfte in das Lumen des Eies vorgedrungen. Zu beachten ist die gänzliche Abwesenheit zelliger Elemente in dem einwandernden Dotter sowie auch in der kritischen Stelle des Follikelepithels.

Fig. 22. Der Schnitt ist in seiner Richtung geführt, die nicht ganz senkrecht zur Schnittebene des vorigen Schnittes steht. Er zeigt denselben Process fast noch schöner wie die vorige Figur.

Fig. 23. Sagittalschnitt, der jedoch nicht in die Medianebene des Embryos gefallen ist, sondern den Keimcylinder nur angeschnitten hat. Man sieht jedoch, dass hier der secundäre Dotter erst dreiviertel des Eilumens eingenommen hat.

Fig. 24. Sagittalschnitt. Nachdem das Ei sämmtlichen secundären Dotter in sich aufgenommen, ist die obere Oeffnung des Keimcylinders zum Verschluss gekommen. Auf diese Weise erhält der Keimstreif die Gestalt, die wir von andern Insecten mit eingestülpten Keimstreifen her kennen.

Fig. 25—27. Sagittalschnitte, die das Auswachsen der Keimstreifen und die damit Hand in Hand gehende weitere Ausbildung der Embryonalhüllen illustriren.

Taf. III.

Aphis pelargonii Kalt.

Fig. 28. Sagittalschnitt. Der Keimstreif hat nahezu seine definitive Länge erreicht.

Fig. 29. Sagittalschnitt. Beginn der Segmentirung.

Fig. 30. Sagittalschnitt. Das Mesoderm hat die Medianebene verlassen; vom Dotter her wandern in den dadurch frei gewordenen Raum zahlreiche Entodermzellen (*En*). Bei *O* hat sich durch Einstülpung das Stomadäum gebildet. *Vk*, Vorderkopf; *Me*, unpaares Mesoderm desselben.

Fig. 31. Sagittalschnitt. Bildung des Mitteldarms. Bei *b* eine Reihe zufällig über dem Mitteldarm (*m D*) gelegener Entodermzellen. Das Lumen des Mitteldarms ist bis an das erste Thorakalsegment zu verfolgen. Bauchmark und Hirn haben sich von der Hypodermis vollständig abgelöst.

Fig. 32. Sagittalschnitt. Nur die untere Hälfte des Schnittes ist gezeichnet. Derselbe ist nicht ganz median geführt, indem die obere Hälfte aus der Medianebene heraustritt. Daher ist hier der Zusammenhang des in Bildung begriffenen Mitteldarms (*m D*) mit den dorsal gelagerten Entodermzellen (vergl. Fig. 30) nicht sichtbar. In dem Mitteldarm ist soeben ein Lumen aufgetreten, das bereits zu dieser Zeit mit dem Lumen des Vorderdarms in Verbindung steht.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein der Fig. 31 ähnliches Stadium. Nur der hintere Abschnitt des Keimstreifens ist gezeichnet, um die Bildung des hintern Theiles des Mitteldarms zu illustriren.

Fig. 34 a. Sagittalschnitt. Durch ein Stadium, das etwas weiter wie das in Fig. 31 abgebildete vorgeschritten ist. Das Lumen des Mitteldarms ist bis in das zweite Thorakalsegment zu verfolgen.

Fig. 34 b. Querschnitt durch den Vorderdarm und die vor demselben gelegene unpaare Mesodermhöhle des Vorderkopfes.

Fig. 35. Sagittalschnitt, demselben Embryo entnommen wie Fig. 31 und parallel zu dieser geführt. Zwischen dem letzten Kiefersegment und

dem ersten Thorakalsegment sieht man die Einstülpung der Speicheldrüse (*spdr*).

Fig. 36. Querschnitt durch einen Embryo vom Stadium der Fig. 17; der Schnitt ist oberhalb des Keimcylinders geführt und zeigt die Theilung der Scheitelplatte in zwei Scheitellappen.

Fig. 37 a—c. Querschnitt durch einen Embryo mit eingestülptem Keimcylinder vom Stadium der Fig. 18. Der Schnitt a ist der unterste, c (auf Taf. IV) der oberste, der gerade durch die Geschlechtsanlage gegangen ist.

Taf. IV.

Aphis pelargonii.

Fig. 37 c. Siehe Erklärung zu Taf. VIII.

Fig. 38. Querschnitt durch den untern Theil eines jungen Embryos vom Stadium der Fig. 18, dessen Mesoderm (*Me*) gerade im Entstehen begriffen ist. *En* Entodermzelle, die in den Spaltraum zwischen Keimstreif und Scheitelplatte (primäre Leibeshöhle) gedrungen ist.

Fig. 39. Querschnitt durch die Gegend der Geschlechtsanlage eines Embryos vom Stadium der Fig. 28. Der absteigende Theil der Keimstreifens ($Kstr_2$) ist aus der Medianebene herausgedrängt.

Fig. 40. Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Der Schnitt ist ebenfalls durch die Geschlechtsanlage (Fig. 28) geführt, in einer Richtung, die etwa durch die Figurenbezeichnungen 28 und *ep* festgelegt wird.

Fig. 41 a —c. Serie von Frontalschnitten durch den Kopftheil eines Embryos vom gleichen Stadium. Zum Unterschied von der vorigen Figur liegen diese Schnitte ziemlich parallel zur Längsachse des Eies. Die Serie zeigt, dass das Kopfmesoderm dicht vor der späteren Mundgegend (41 a Me^1) unpaar bleibt. Weiter nach vorne oder der künftigen Rückenseite zu theilt sich dasselbe (Fig. 41 b, Me^1) in zwei Lappen, die den beiden Scheitellappen entsprechen. Der Schnitt c ist noch weiter dorsal geführt und zeigt nur noch rechts im Bilde einen kleinen Zipfel (Me^1) des einen Kopfmesodermlappens. *En* sind die in die primäre Leibeshöhle eingewanderten Entodermzellen.

Fig. 42. Ein ebensolcher, aber weiter dorsal geführter Schnitt durch einen andern gleichalterigen Embryo. Der Mittelstrang (*mstr*) der Bauchplatte steht in Verbindung mit dem Mesoderm derselben. Das Kopfmesoderm ist auf diesem Schnitt nicht mehr getroffen.

Fig. 43. Frontalschnitt durch einen wenig älteren Embryo. Nur der obere Theil der Figuren 28 und 40 ist zur Abbildung gekommen. Das Mesoderm (*Me*) beginnt im aufsteigenden Theil des Keimstreifens ($Kstr_1$) sich über der Bauchplatte auszubreiten, während es im abdominalen Theil der Keimstreifen noch seine frühere Lage bewahrt.

Fig. 44. Ein ebenso geführter Schnitt durch einen noch älteren Embryo. Das Mesoderm hat sich in zwei seitliche Stränge (*Me*, Me_1),

getheilt. Es beginnen sich die Extremitäten zu bilden und im aufsteigenden Theil des Keimstreifens macht sich die Anlage des Bauchmarks bemerkbar.

Fig. 45. Querschnitt durch ein Thorakalsegment eines Keimstreifens vom Alter der Fig. 30 oder 32. Die Extremitätenbildung ist weit vorgeschritten. Das Mesoderm ist ganz in die Extremitäten hineingesunken und umschliesst in ihnen einen Hohlraum, die erste Anlage der secundären Leibeshöhle. Das Bauchmark lässt seine Zusammensetzung aus den beiden Seitensträngen und dem Mittelstrange deutlich erkennen.

Fig. 46. Querschnitt durch einen Embryo vom Stadium der Fig. 31 in Höhe der Genitalanlage. Letztere (*G*) erscheint auf dem Querschnitt als ein wurstförmiger Körper.

Fig. 47. Querschnitt durch den aufsteigenden Theil des Keimstreifens eines wenig älteren Embryo. Der Schnitt ist durch das zweite oder dritte Thorakalsegment gegangen; er zeigt auf dem Querschnitt die Art und Weise, wie sich der Mitteldarm aus den dorsal vom Bauchmark gelegenen Entodermzellen (*En*) differenzirt.

Tafel V.

Fig. 48. Horizontalschnitt durch das Abdomen eines älteren Embryos mit bereits vollendeter Darmbildung. Nur die rechts vom Darm gelegene Hälfte des Abdomens ist gezeichnet. An der Oberfläche des secundären Dotters sieht man sich von demselben die jungen Fettkörperzellen ablösen.

Fig. 49. Sagittalschnitt durch das Abdomen eines wenig älteren Embryos. Die Ablösung der Fettkörperzellen ist vollendet. Die Mesodermzellen des aufgelösten Peritoneums haben sich zur Bildung der dorsalen Längsmuskeln *m* aneinander gelegt.

Fig. 50. Sagittalschnitt durch das Abdomen eines noch älteren Embryos. Das Darmperitoneum (*pe*) hört am After ganz plötzlich auf. In den dorsal gelegenen Fettkörperzellen (*F*) hat bereits die Fettbildung eingesetzt, wobei zugleich zahlreiche Zellen zur Verschmelzung gekommen sind. Das Herz zeigt ganz zarte Wände und ist vollgepfropft mit amöboiden Blutzellen, von denen einige frei in der Leibeshöhle herumschwimmen.

Fig. 51. Längsschnitt durch Fettkörper und dorsale Längsmuskeln aus dem Abdomen eines alten Mutterthieres.

Fig. 52 a, b. Schematische Darstellung der Bildung des Keimstreifens bei *Aphis*. In a stellt Blp^1 die ehemalige Ausdehnung des Blastoporus dar; das Prostomialfeld hat in b durch die Invagination die Ausdehnung der punktirten Linie angenommen.

Fig. 53. Schematisch nach der Fig. 20 Witlaczil's zur Illustrirung der von diesem Autor vertretenen Ansicht über die Entstehung des secundären Dotters. *a* Scheitelplatte; *b* Keimstreif; *c* Amnion; *d* Invaginationsstelle des Keimstreifens; *e* secundärer Dotter, durch den Stiel *f* mit Epithelverdickung *g* verbunden; *h* der angebliche ecto-

dermale Ueberzug des secundären Dotters; *i* das vom secundären Dotter verdrängte Entoderm.

Fig. 54 a—c. Muthmaasslicher Verlauf der Keimstreifbildung bei den Aphidenvorfahren.

Fig. 55. Schematische Darstellung der Entstehung der Kopfserosa, *a* Uebergangstelle von Scheitelplatte in Serosa; *b* Uebergangsstelle von Amnion in Serosa.

Fig. 56. Schema zur Illustrirung der Ansicht Witlaczil's von der doppelten Umhüllung der Scheitelplatte und der vollkommenen Trennung von Amnion und Serosa.

Fig. 57 a, b. Bildung der Keimstreifen bei *Lipeura* nach Melnikow's (36) Fig. 25 und 26.

Fig. 58. *Pediculus capitis*, schematisch nach Melnikow's Fig. 30. Zur Demonstrirung der secundären Einstülpung der Scheitelplatte zur Herstellung einer Kopfumhüllung.

Fig. 59 a—d. Schematische Darstellung der Keimstreifbildung bei *Calopteryx* nach den Figuren 4, 5, 6, 10 Brandt's (6).

Fig. 60. Copie nach Patten's (44) Fig. 8, Taf. II. Längsschnitt durch den Keimstreif eines jungen Phryganiden-Embryos. Der Schnitt zeigt, dass das Amnion aus einem Theil der Bauchplatte hervorgeht.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.